

**Российская академия наук  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка  
Кафедра палеонтологии геологического факультета  
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова  
Кафедра палеонтологии геологического факультета  
Санкт-Петербургского университета  
Палеонтологическое общество при РАН  
Секция палеонтологии Московского общества  
испытателей природы  
Программа фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН  
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»**

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ  
ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ.  
МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ,  
ЭКОЛОГИЯ И БИОСТРАТИГРАФИЯ**

**Выпуск 3**

**Москва, 2012**

УДК 564.5

Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 9 – 11 апреля 2012 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2012. 125 с. (60 илл., 7 фототаблиц)

В сборнике опубликованы материалы, представленные на совещании «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия». В статьях рассмотрены вопросы эволюции, филогенеза, морфогенеза, экогенеза, систематики, биостратиграфии, биогеографии, морфологии и методики исследования ископаемых и современных головоногих моллюсков. В специальном разделе кратко освещен научный вклад выдающихся исследователей цефалопод Н.В. Безносова, Н.А. Богословского, Н.И. Каракаша Л.С. Либровича, М.С. Месежникова, А.К. Миллера, Я.И. Старобогатова, В.М. Ферниша, А.А. Шевырева.

Сборник адресован научным сотрудникам, преподавателям ВУЗов, аспирантам, студентам старших курсов, специализирующимся по палеонтологии и зоологии беспозвоночных.

Сборник издан при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 12-05-06011-г) и Программы № 28 Президиума РАН

## **CONTRIBUTIONS TO CURRENT CEPHALOPOD RESEARCH: MORPHOLOGY, SYSTEMATICS, EVOLUTION, ECOLOGY AND BIOSTRATYGRAPHY**

Contributions to current cephalopod research: Morphology, Systematics, Evolution, Ecology and Biostratigraphy. Proceeding of conference (Moscow, 9–11 April, 2012); Russian Academy of Sciences, Borissiak Paleontological Institute; eds. T.B. Leonova, I.S. Barskov, V.V. Mitta

© Коллектив авторов, 2012  
© ПИН РАН, 2012  
© Обложка М.С. Бойко

## АЛЕКСАНДР АЛЕКСАНДРОВИЧ ШЕВЫРЕВ (1931–2006) – ВЫДАЮЩИЙСЯ ПАЛЕОНТОЛОГ И ВЕЛИКИЙ РЕДАКТОР

Т.Б. Леонова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
e-mail tleon@paleo.ru



*Александр Александрович Шевырев*

В 2011 году исполнилось 80 лет со дня рождения нашего коллеги Александра Александровича Шевырева, выдающегося палеонтолога, крупнейшего специалиста по триасовым аммоноидеям, великого эрудита и талантливейшего научного редактора.

Александр Александрович родился 24 мая 1931 года в г. Люберцы Московской области в семье инженера. Во время Великой Отечественной войны семья вместе с предприятием стратегического значения, где работал отец Александра Александровича, была эвакуирована сначала в Сибирь, потом на Урал. После победы вместе с заводом семья вернулась в г. Люберцы, где в 1949 г. Александр Александрович окончил с отличием среднюю школу и в том же году поступил на геологический факультет МГУ. Решение заняться геологией пришло к нему в 10 классе. Александр Александрович писал в своем дневнике следующее: «Мои школьные

учителя, видя мою склонность к гуманитарным наукам, дружно советовали мне поступать на филологический или исторический факультет. Но в это время я уже был заражен вирусом геологии. Однажды мне в руки попал двухтомник Мельхиора Неймайра «История Земли» с роскошными иллюстрациями. Потом я прочитал книгу В.А. Варсанюфьевой «Происхождение и строение Земли». Романы Обручева окончательно определили мой выбор. Я поступил на геологический факультет МГУ. На первом курсе я склонялся в пользу тектоники, которая изучала земные катаклизмы и грандиозные процессы горообразования. Все это очень действовало на мое воображение. Однако после крымской геологической практики я попал в экспедицию В.В. Друщица, которая занималась сбором образцов для Музея землеведения. В.В. стал постепенно склонять меня в сторону палеонтологии. Некоторое время я сопротивлялся. В то время я находился под влиянием идеи Гексли о гомотаксиальных фаунах, т.е. одинаковых фаунах, занимающих сходное стратиграфическое положение, но в то же время разновозрастных. Эта идея основывалась на том, что любая фауна, появившись в какой-либо точке Земли, должна потратить определенное время на свое расселение. По мнению Гексли, сходные фаунистические комплексы Западной Европы и Северной Америки должны быть разновозрастными. Эта идея сильно подрывала мое доверие к палеонтологическому методу и палеонтологии. Но В.В. все же сумел переубедить меня, так что, вернувшись из Крыма, я решил всерьез заняться палеонтологией. Сейчас я с вершины своих лет могу сказать, что никогда не жалел о своем выборе».

В 1954 г. Александр Александрович с отличием окончил университет и по распределению был направлен на работу в Палеонтологический институт, в котором проработал всю свою жизнь, более 50 лет (1954–2006). Начал он с позиции младшего научного сотрудника и закончил ведущим научным сотрудником. Казалось бы, карьера не выглядит особенно блестящей, но за этими обычными должностями скрывается одаренный ученый, необыкновенно трудолюбивый исследователь, блестящий автор многочисленных трудов, замечательный редактор и яркий популяризатор науки. В советские годы А.А. много и плодотворно

работал как лектор общества «Знание». Он выступал перед работниками многих предприятий, и всегда его великолепные лекции принимались с огромным энтузиазмом.

Всю свою жизнь А.А. изучал цератитов, и, несомненно, он был лучшим в мире знатоком этой группы. Но его научные интересы простирались гораздо шире. В шестидесятых годах А.А. принимал активное участие в работе по межлабораторной теме «Проблема вида в палеонтологии», руководимой П.Г. Данильченко. В рамках этой темы в течение нескольких лет в Институте проводились научные семинары с лекциями и обсуждениями по этой, столь важной для всех палеонтологов проблеме.

На основе обширных коллекций цератитов, собранных в Крыму, на Кавказе, горе Богдо и Мангышлаке, А.А. написал монографию о триасовых аммонитах юга СССР, которую защитил в 1966 году как кандидатскую диссертацию. Впервые в нашей стране он применил онтогенетический метод исследования для цератитов и с новых позиций пересмотрел классификацию группы, внося в нее существенные изменения.

В 1984 г. он защитил докторскую диссертацию, в которой обобщил результаты своего многолетнего исследования триасовых аммоноидей — их стратиграфического распространения, классификации и филогении, экологии и биогеографии. Огромную ценность представляет часть работы, посвященная истории изучения цератитов и триасовых отложений. Дополненная описанием триасовых аммоноидей Памира, диссертация была опубликована двумя книгами (1986 и 1990 гг.).

Александр Александрович в течение всей своей жизни очень серьезно занимался стратиграфией. Член подкомиссии по стратиграфии триаса стратиграфической комиссии Международного союза геологических наук, член триасовой комиссии МСК, он участвовал в разработке стратиграфических схем триаса Северного Кавказа, Закавказья, Восточного Предкавказья и Мангышлака. На основании находок цератитов доказал присутствие триасовых отложений в Среднем Приамурье и на Южном Мангышлаке. Шевырев опубликовал серию статей по стратиграфии триаса, в которых детальнейшим образом рассмотрел проблему положения нижней границы триаса (1999, 2000), межрегиональные корреляции и зональное деление ярусов (2001, 2002) и другие общие вопросы биохронологии триаса (2003, 2006 в)

А.А. Шевырев создал более 100 научных и научно-популярных работ, в том числе 10 монографий. Важнейшие из них — «Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя (разделы по аммоноидеям)» (1965), «Триасовые аммоноидеи юга СССР» (1968), «Триасовые аммоноидеи» (1986), «Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса» (1990). «Триасовые аммониты Северо-Западного Кавказа» (1995), «Атлас триасовых беспозвоночных Памира» (2001).

Совершенно особое место в научной биографии А.А. занимает его редакторская деятельность. На протяжении всех лет издания Палеонтологического журнала (с 1959 г.), он был его бессменным и, несомненно, лучшим научным редактором. Более 40 лет Шевырев был членом Редактора Палеонтологического института, и через его взыскательное и внимательное редактирование прошло более сотни томов Трудов Палеонтологического института, Трудов Советско-Монгольской (потом Российско-Монгольской) экспедиции, Трудов Проблемного Совета. Буквально накануне своей кончины Александр Александрович закончил редактирование 600 страничного сборника «Эволюция биосферы и биоразнообразия». Редактирование Шевырева было знаком качества: если работу редактировал А.А., то ее уверенно можно было выпускать в свет.

Еще одна сторона деятельности А.А. — это работа в Реферативном Журнале. Переводя, осмысливая и перерабатывая тысячи палеонтологических и стратиграфических работ, он доносил до своих коллег информацию обо всем, что делалось в научном мире. Вместе с этим шло одновременное пополнение широчайших знаний и самого Шевырева. Его всегда можно было спросить о самых разных вещах и получить очень квалифицированный ответ. Причем это касалось не только палеонтологии, но и многих других областей знания, а также литературы и искусства.

Энциклопедические знания А.А. нашли свое отражение в серии статей по макросистеме головоногих моллюсков, вышедших в последний год его жизни (2005, 2006а и 2006б). Планировалось издать этот итоговый труд в четырех частях, к сожалению, вышло три статьи, последняя из них осталась незавершенной. Широта охвата материала, глубина проработки и блестящий язык изложения ставят эти статьи в ряд с лучшими монографиями наших и зарубежных классиков.

Александр Александрович был яркой, нестандартно мыслящей личностью. Его необыкновенная скромность, граничащая с застенчивостью, сочеталась с талантом великолепного оратора, многие из нас помнят его блестящие речи на заседаниях Ученого Совета и различных совещаниях. Он был очень добрым, очень ранимым и очень порядочным человеком.

## Список литературы

Атлас триасовых беспозвоночных Памира (ред. А.А. Шевырев). М.: Наука. 2001. 190 с.

Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя (ред. В.Е. Руженцев и Т.Г. Сарычева). Тр. ПИН АН СССР. 1965. Т. 108. 431 с.

*Шевырев А.А.* Триасовые аммоноидеи юга СССР. Тр. ПИН АН СССР. 1968. Т. 122. 272 с.

*Шевырев А.А.* Триасовые аммоноидеи. Тр. ПИН АН СССР. 1986. Т. 217. 184 с.

*Шевырев А.А.* Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса. Тр. ПИН АН СССР. 1990. Т. 217. 184 с.

*Шевырев А.А.* Триасовые аммониты Северо-Западного Кавказа. Тр. ПИН РАН. 1995. Т. 264. 174 с.

*Шевырев А.А.* Нижняя граница триаса и ее корреляция в морских отложениях. Статья 1. Пограничные разрезы Тетиса // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1999. Том 7. № 2. С. 14–27.

*Шевырев А.А.* Нижняя граница триаса и ее корреляция в морских отложениях. Статья 2. Бореальные разрезы базального триаса и их сопоставление с пограничными разрезами Тетиса // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2000. Том 8. № 1. С. 55–65.

*Шевырев А.А.* Зональное деление и межрегиональная корреляция индского яруса по аммонитам // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Том 9. № 5. С. 59–68.

*Шевырев А.А.* Аммонитовые зоны оленекского яруса и их корреляция // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Том 10. № 5. С. 59–69.

*Шевырев А.А.* Поиски глобальных стратотипических разрезов и точек для ярусных границ в триасовой системе // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2003. Том 11. № 6. С. 136–142.

*Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и нерешенные проблемы. 1. Основные особенности и общая классификация головоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С. 33–42.

*Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 2. Классификация наутилоидных цефалопод // Палеонтол. журн. 2006а. № 1. С. 43–52.

*Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 3. Классификация бактритоидей и аммоноидей // Палеонтол. журн. 2006б. № 2. С. 34–46.

*Шевырев А.А.* Биохронология триаса: современное состояние и основные проблемы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2006в. Том 11. № 6. С. 54–67.

Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова (ред. Т.Б. Леонова, А.В. Лопатин, С.В. Рожнов, Г.Т. Ушатинская, А.А. Шевырев). М.: Т-во научных изданий КМК. 2006. 600 с.

## **ALEKSANDER ALEKSANDROVICH SHEVYREV (1931–2006) – OUTSTANDING PALEONTOLOGIST AND GREAT EDITOR**

**T. B. Leonova**

The paper contains biographical information about the outstanding Russian paleontologist A.A. Shevyrev, who would have been 80 in 2011. The main direction of his scientific activities and the results of his research on Triassic ammonoids and stratigraphy.

## ЯРОСЛАВ ИГОРЕВИЧ СТАРОБОГАТОВ: ЖИЗНЬ, ОТДАННАЯ НАУКЕ

Ч.М. Нигматуллин<sup>1</sup>, В.А. Бизиков<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии  
(АтлантНИРО), Калининград  
squid@atlant.baltnet.ru

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии  
(ВНИРО), Москва  
bizikov@vniro.ru



*Ярослав Игоревич Старобогатов*

В этом году исполняется 80 лет со дня рождения Ярослава Игоревича Старобогатова — выдающегося зоолога, систематика-эволюциониста, профессора, доктора биологических наук. Я.И. Старобогатов (Я.И.) родился 13 июля 1932 г. в Москве. Его отец, Игорь Иванович Старобогатов, был энциклопедически образованным человеком, ближайшим соратником книгоиздателя И.Д. Сытина, знал несколько европейских языков и поражал окружающих феноменальной памятью. В советское время он работал в редакции газеты «Известия», будучи одновременно редактором, переводчиком и ходячей энциклопедией. Эти уникальные способности в полной мере унаследовал и Я.И., в зрелом возрасте владевший шестью европейскими языками.

По энциклопедическому охвату и глубине знаний в области зоологии, ботаники, теории систематики, биогеографии, палеонтологии и эволюции ему не было равных среди современников.

Детство и юность Я.И. пришлось на предвоенные и военные годы со всеми тревогами и лишениями того времени. Семья Старобогатовых, где, помимо Ярослава, было еще двое детей, жила бедно. В 1950 г. Я.И. поступил на биологический факультет МГУ, а с 1955 по 1958 г. учился в аспирантуре на кафедре зоологии беспозвоночных биофака МГУ. Годы учебы в университете совпали с расцветом лысенковщины, однако изъяны преподавания генетики и эволюционной теории не отразились на эрудиции Я.И.: пробелы в учебных курсах он восполнял самостоятельно. В годы учебы в университете Я.И. проявил себя ярким, самостоятельным и независимым исследователем. Несмотря на это (а возможно, именно по этой причине) после окончания аспирантуры места на кафедре ему «не нашлось». В 1959–1960 гг. он работал научным сотрудником в ВИНТИ АН СССР, а в 1960–1961 гг. — старшим лаборантом биофака МГУ. В 1961 г. Я.И. уехал в Ленинград, в Зоологический институт АН СССР. В любимом ЗИНе прошла вся его дальнейшая творческая жизнь. Здесь он нашел свою оптимальную «эко нишу», единомышленников и друзей и работал до 2003 г., когда вышел на пенсию по состоянию здоровья. А год спустя, 3 декабря 2004 г., он ушел из жизни.

В Зоологическом институте Я.И. прошел путь от младшего до главного научного сотрудника, признанного международного авторитета в области зоологии, систематики, зоогеографии и теории эволюции. При этом Я.И. никогда не занимал руководящих постов — это было чуждо его натуре, полностью поглощенной исследовательской работой. Не стал он и академиком РАН, хотя был одним из немногих признанных лучших зоологов мира. В то же время Я.И. всегда был неформальным лидером и создателем так называемых «невидимых коллективов» изучающих, главным образом, систематику и фауну пресноводных двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Они объединяли малаколо-

гов практически со всей страны; его консультациями и идейной поддержкой пользовались сотни отечественных зоологов и гидробиологов. Свободный стол для приезжих стажеров в его комнате в ЗИНе всегда был занят, и зачастую за ним работало одновременно несколько человек. Сотни современных зоологов со всех концов бывшего СССР, включая многих известных специалистов, с гордостью называют себя его учениками. Красноречивый факт: в его публикациях более 170 соавторов из нескольких десятков городов страны! Он был человеком светлым и поразительно отзывчивым к просьбам коллег, с которыми он щедро делился своими знаниями и идеями. Его обстоятельные, со множеством ссылок и рекомендаций, ответные письма на вопросы коллег, порой только начинающих, — стали уже легендой, под которой реальны основания. Услышав доклад студента по интересующей его теме, он мог написать ему развернутое письмо-эссе с изложением своих взглядов и идей (в том числе еще не опубликованных) и рекомендациями относительно дальнейших исследований. Таких писем он написал сотни, а возможно, и тысячи. Отзывчивость и чуткость Я.И. вместе с высочайшим профессионализмом снискали ему непререкаемый авторитет и всеобщее признание коллег, которые любовно и уважительно называли его за глаза — Славушка.

Работоспособность Я.И. была потрясающая. Он успевал все: читать все новые публикации, подробно отвечать на многочисленные письма, заниматься собственными исследованиями, писать. Им опубликовано более 450 научных работ, включая 5 монографий и 11 разделов в коллективных тематических сборниках. В профессиональном сообществе Я.И. был уникальным зоологом по охвату самых разнообразных проблем и групп животных, проявляя удивительную глубину знаний как рецентных, так и ископаемых форм. Он работал по систематике самых разных групп организмов — от грибов и простейших до разных групп червей, членистоногих и моллюсков. Я.И. разрабатывал вопросы частной и общей зоогеографии, теоретической систематики, сравнительной морфологии беспозвоночных, теории видообразования и эволюционной экологии. В 1987-1991 гг. он, работая в зоне Чернобыльской аварии, выполнил цикл исследований по влиянию радиации на развитие водных животных.

Любимой группой Я.И. были моллюски, которым посвящено большинство его специальных работ. Он разработал систему классов Monoplacophora, Polyplacophora, Bivalvia, Gastropoda, оригинальную схему филогении Cephalopoda. Говоря о масштабах его работы, достаточно сказать, что за 35 лет изучения моллюсков Я.И. сам и в соавторстве описал в качестве новых для науки 1080 таксонов моллюсков, от подвида до класса (в основном брюхоногих и двустворчатых), включая 397 видов, 103 рода, 153 семейства, 43 отряда, 13 подклассов и 1 класс! Моллюскам были посвящены

и его обе диссертации: кандидатская диссертация на тему «Зоогеографическая характеристика фауны моллюсков континентальных водоемов СССР» (1965 г.) и монография «Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара» (Л.: Наука, 1970, 372 с.), по которой в 1971 г. он блестяще защитил докторскую диссертацию. На этом впечатляющем фоне работы Я.И. по головоногим моллюскам на первый взгляд кажутся не столь значительными: всего семь публикаций, в основном, небольшого объема, и сборник «Систематика и экология головоногих моллюсков» (Л.: ЗИН АН СССР, 1983, 148 с.), вышедший под редакцией Я.И. и К.Н. Несиса. Но это лишь «надводная» часть айсберга. В первой половине 1970-х годов Я.И. заинтересовался сравнительной морфологией редуцированной раковины современных и ископаемых колеоидей, просмотрел гладиусы кальмаров в коллекциях ЗИН и АтлантНИРО, проштудировал всю имеющуюся к тому времени литературу. В те годы он часто проводил летний отпуск на Орнитологической станции ЗИН АН СССР на Куршской косе в Калининградской области. Обычно он уезжал туда с рюкзаком и чемоданом, набитыми оттисками и фотокопиями статей, и все отпускное время посвящал активной работе и прогулкам по побережью. Както летом 1976 г., он, возвращаясь из отпуска, зашел в АтлантНИРО и показал толстую пачку листов, исписанных его четким, крупным округлым почерком. Это была рукопись книги по систематике и филогении вымерших и современных головоногих, страниц на 150. Текст сопровождался зарисовками раковин, схемами их преобразований в филогенезе и включал филогенетическое древо цефалопод. Показывая рукопись, Я.И. сказал шуточно: «написано на пенечке». После возвращения в Ленинград срочные дела отвлекли его от продолжения этой работы, и ее результаты были опубликованы лишь в четырех публикациях тезисного формата (Старобогатов, 1976а,б, 1983а,б;). До середины 1980-х годов Я.И. время от времени возвращался к работе над рукописью, но затем отказался от этой мысли: слишком был погружен в работу по легочным брюхоногим.

В 1987 г., услышав на VIII Всесоюзном совещании малакологов доклады молодых сотрудников ВНИРО (Д.Н. Хромова, В.А. Бизикова и Д.О. Алексеева), посвященные функциональной морфологии и эволюции раковины современных головоногих, Я.И. вскоре написал письмо, которое начиналось словами: *“Ваш с Димой доклад об эволюции скелета произвел на меня столь значительное впечатление, что я до сих пор не перестаю думать над этим материалом и делать попытки устранить некоторые противоречия. В этой связи хочу поделиться некоторыми результатами...”* И далее на семи страницах подробное изложение собственных взглядов на эволюцию раковины колеоидей, со схемами филогении и системой подкласса. В этом был весь Ярослав Игоревич. Для него было в порядке

вещей потратить целый день, чтобы увлеченно рассказывать аспирантам все, что он сам знал и думал по интересующей его проблеме. Прекрасно осознавая при этом, что многое из того, что он говорит, если и будет понято читателями, то не сразу, а спустя годы. Идеи, изложенные в том письме, были и в самом деле революционны. Я.И. призывал нас анализировать форму раковины с точки зрения ее функции, выдвинул идею о связи декальцинации раковины с потерей ею роли гидростатического аппарата, поставил проблему различения раковин древних филогенетических стволов колеоидей, обсудил возможные пути эволюции осьминогов. Многие из поднятых им вопросов казались тогда далекими и абстрактными. Занимаясь сравнительной морфологией гладиусов кальмаров и сепионов каракатиц, мы не задумывались об общих вопросах филогении и систематики крупных таксонов колеоидей. Но идеи Я.И. будили воображение, заставляли искать контраргументы, спорить, думать. Это письмо задало программу исследований, которые растянулись на 20 лет и в итоге привели к обобщающей монографии (Бизиков, 2008. Эволюция раковины головоногих моллюсков. М.: ВНИРО. 448 с.). Появление этой книги – прямая заслуга Ярослава Игоревича. Жаль, что он ее уже не увидел. Как скромная благодарность великому человеку и учителю – слова на титульном листе книги: “*Посвящается светлой памяти Ярослава Игоревича Старобогатова*”.

## Список публикаций Я.И. Старобогатова по головоногим моллюскам

*Иванов Д.Л., Старобогатов Я.И.* 1990а. Радула в классе головоногих моллюсков (Cephalopoda) // Эволюционная морфология моллюсков / Под ред. О.Л. Россолимо и А.А. Шилейко. Сб. тр. Зоол. музея МГУ, Т. 28. С. 142–149.

*Иванов Д.Л., Старобогатов Я.И.* 1990б. К вопросу о происхождении и эволюции челюстных образований в типе Mollusca // Эволюционная морфология моллюсков / Под ред. О.Л. Россолимо и А.А. Шилейко. Сб. тр. Зоол. музея МГУ, Т. 28. С. 198–204.

*Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И.* 1975. О филогенетических взаимоотношениях классов в пределах типа моллюсков // Состояние изученности групп органического мира: Двустворчатые моллюски / Под ред. Л.А. Невесской. М.: Палеонтологический институт АН СССР. С. 205–276.

*Старобогатов Я.И.* 1976а. О гомологии ручного (щупальцевого) аппарата головоногих моллюсков // Эволюционная морфология беспозвоночных животных / Под ред. А.В. Иванова. Л.: Зоологический институт АН СССР. С. 50–51.

*Старобогатов Я.И.* 1976б. Основные особенности филогении головоногих моллюсков и вопросы их системы // Основные проблемы систематики животных. Тез. докл. / Под ред. В.Н. Шиманского и др. М.: Палеонтологический институт АН СССР. С.17–22.

*Старобогатов Я.И.* 1983а. Система головоногих моллюсков // Систематика и экология головоногих моллюсков / Под ред. Я.И. Старобогатова и К.Н. Несиса. Л.: Зоологический институт АН СССР. С. 4-7.

*Старобогатов Я.И.* 1983б. Филогения головоногих моллюсков // Систематика и экология головоногих моллюсков / Под ред. Я.И. Старобогатова и К.Н. Несиса. Л.: Зоологический институт АН СССР. С. 8–12.

## YAROSLAV IGOREVITCH STAROBOGATOV: LIFE DEVOTED TO THE SCIENCE

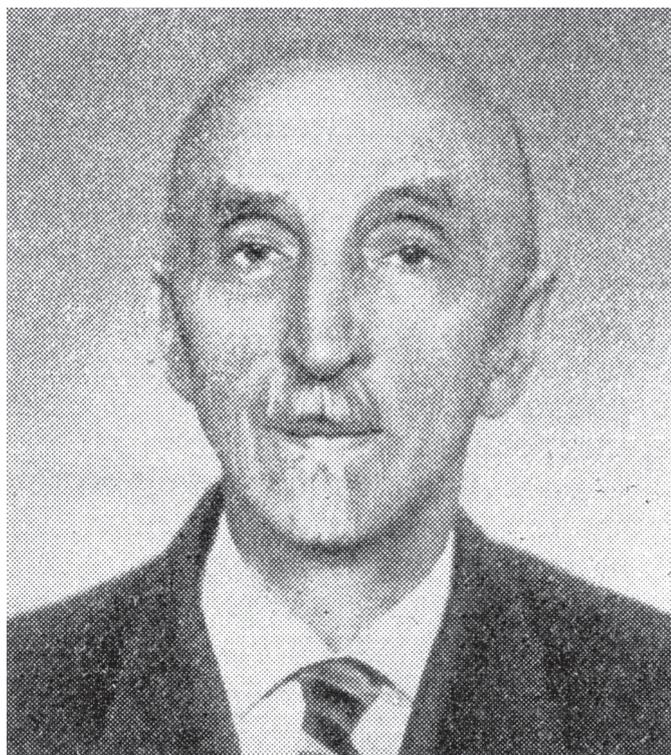
Ch. M. Nigmatullin, V.A. Bizikov

Some of the biographical data of the prominent zoologist and systematic-evolutionist, Dr. Ya.I. Starobogotov (would be 80 in 2012) are presented here. The main aspects of his scientific investigations and the most important results of his work are reviewed.

## ЛЕОНИД СИГИЗМУНДОВИЧ ЛИБРОВИЧ (28 ЯНВАРЯ 1891 – 14 ДЕКАБРЯ 1967)

**И.С. Барсков**

МГУ им. М.В. Ломоносова, Геологический ф-т  
Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН



*Леонид Сигизмундович Либрович*

Л.С. Либрович – один из выдающихся российских геологов, стратиграфов и палеонтологов-интеллектуалов. Сейчас, по прошествии 45 лет после его кончины, можно по достоинству оценить роль Леонида Сигизмундовича в развитии отечественной геологической науки. С его именем связано, по крайней мере, два деяния, оказавшие влияние на дальнейшее развитие отечественной стратиграфии и палеонтологии.

1. В 20–30-х годах Либрович начал изучать каменноугольных, главным образом, нижнекаменноугольных амmonoидей из разных частей Советского Союза. Эти работы 1927, 1938, 1940 гг. заложили основу палеонтологического и стратиграфического изучения этой группы ископаемых. Начиная с конца тридцатых, эти направления были развиты В.Е. Руженцевым, и послужили толчком к формированию отечественной школы исследователей палеозойских амmonoидей, до сих пор занимающей передовые позиции в этой отрасли мировой науки.

2. Естественным следствием изучения амmonoидей – минутной стрелки геологических часов – было

обращение Либровичем к разработке вопросов стратиграфии. Как председатель стратиграфической комиссии ВСЕГЕИ Либрович подготовил и опубликовал работу «Стратиграфические и геохронологические подразделения» (1954). В ней впервые в мире была дана характеристика сущности и содержания стратиграфических подразделений и сформулированы принципы составления общих и региональных стратиграфических шкал. Результатом обсуждения широким кругом геологов выводов и предложений автора было создание Межведомственного стратиграфического комитета (МСК) – ныне основного органа, координирующего стратиграфические исследования на территории нашей страны.

Леонид Сигизмундович родился 28 января 1891 года в семье Сигизмунда Феликсовича Либровича – писателя, литератора широкого профиля, библиографа, имевшего польские корни (Царство Польское входило в те времена в состав Российской империи, и русские поляки, как и другие народности империи, считали себя россиянами и работали во славу России). С.Ф. Либрович был автором не только таких фундаментальных научных лингвистических работ как «Пушкин в портретах» (1890) и «История книги в России» (1913–1915), но и многих детских книг (например, «Приготовишки и старшекласники», 1902). Я привожу эти сведения для того, чтобы понять в какой интеллектуальной ауре воспитывался юный Леонид.

Неизвестно, почему он не пошел по пути своего отца, что толкнуло его на занятия геологией, но после окончания 8-ой Петербургской гимназии он поступил в Ленинградский горный институт, который окончил в 1921 году. Студенческие годы ЛС пришлось на время радикальных перемен в России. В 1915 году, будучи еще студентом, он работал коллектором, а затем геологом в Средней Азии. По собранному материалу он написал свою первую статью «К геологии Северной Персии» (1915) и, обработав собранную им коллекцию раннекаменноугольных амmonoидей Тянь-Шаня, представил ее в качестве дипломной работы. Через десятилетие она была опубликована в виде отдельной монографии в «Материалах геологического комитета» (1927).

После окончания Горного института Л.С. Либрович, уже проявивший себя на поприще геологии, был приглашен на работу в Геологический комитет (ныне ВСЕГЕИ), где и проработал более 45 лет до последних дней своей жизни.

Леонид Сигизмундович был талантливейшим геологом-съемщиком и стратиграфом. В 20–30-е годы он

проводил геологические исследования в различных районах Урала, Кавказа, Западной Сибири и Казахстана. Здесь он, несомненно, приобрел тот опыт, который позволил ему стать как бы «родоначальником» систематизации стратиграфических исследований в нашей стране (о чем упоминалось выше), что привело в конечном итоге к созданию отечественного Стратиграфического кодекса.

Одновременно он занимался палеонтологическими исследованиями: изучением каменноугольных губок, брахиопод и, конечно, амmonoидей. За работу по кремневым губкам ему была присуждена в 1928 г. золотая медаль Российского минералогического общества. Одновременно с этой работой в ЦНИГРИ (так был переименован прежний Геологический комитет) Л.С. Либрович на протяжении 10 лет (1929–1937 и 1944–1945 гг.) читал лекции в Горном институте на кафедре исторической геологии и геологии СССР. После защиты докторской диссертации в 1938 г. он был утвержден в ученом звании профессора по специальности геология.

В годы Великой отечественной войны Л.С. Либрович, как и многие ленинградские и московские геологи, был командирован на работу на Урале. ЛС был старшим инженером по геологической съемке в Башкирском геологическом управлении. Результаты его тогдашней деятельности сохранили свое значение до настоящего времени. Так, О.В. Артюшковой и В.А. Масловым при разработке современного расчленения девонских отложений Восточного склона Урала по конodontам, ископаемым, которые не использовались в стратиграфии в те времена, за основу была взята именно схема Либровича, разработанная им в военные годы.

По возвращении во ВСЕГЕИ возобновилась интенсивная научная и педагогическая деятельность Либровича. Он стал одним из авторитетнейших геологов России, особенно в вопросах геологии Урала. Принимал активное участие в многочисленных крупных коллективных методических и обобщающих работах, в составлении и редактировании геологических карт Урала и всей территории СССР. Он был активным членом Ученого совета и научно-редакционного совета ВСЕГЕИ, членом редколлегии нового фундаментальных изданий «Палеонтология СССР», «Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР» – прообраза «Основ палеонтологии», организатором и редактором уральского тома «Геологии СССР», каменноугольного тома «Истории геологического развития СССР», чле-

ном редколлегии и автором двух изданий «Стратиграфического словаря СССР» и фундаментального труда «Геологическое строение СССР».

Опыт собственных стратиграфических исследований и прошедший через него, как редактора и консультанта, огромный геологический и стратиграфический материал со всей территории России, привел Либровича к необходимости унифицировать и систематизировать стратиграфические исследования в СССР. Результатом этого была небольшая, но важная статья, упоминавшаяся в начале этой заметки, «Стратиграфические и геологические подразделения», которая послужила толчком к созданию унифицированной системы представления результатов стратиграфических работ на всей территории СССР под эгидой созданного МСК. Активнейшим членом этой организации ЛС оставался до конца своих дней. Все последующие официальные издания МСК осуществлялись при активнейшем участии Л.С. Международным признанием этой стороны деятельности Либровича было его избрание членом Международной подкомиссии по стратиграфической номенклатуре.

Несомненно, что основные интересы Либровича, особенно в последние годы жизни, лежали в области стратиграфии. Однако и в эти годы он оставался главным специалистом по нижнекаменноугольным амmonoидеям. Его определения включались в стратиграфические схемы тех регионов, где были обнаружены эти ископаемые.

Он внес выдающийся вклад в познание каменноугольных амmonoидей. Его ранние работы по амmonoидеям Тянь-Шаня, Новой Земли, северного Казахстана получили признание среди специалистов всего мира. Описания таксонов в работах Либровича отличаются особой тщательностью, глубоким знанием фактов и литературных данных. Он выделил много таксонов видового и высших рангов, внося тем самым ценнейший вклад систему амmonoидей.

В результате многогранной научной деятельности Л.С. Либровичем было написано около 120 научных статей и монографий, большая часть из которых опубликована. Его труды вошли в золотой фонд отечественной геологии, а палеонтологические работы навсегда – в историю и практику палеонтологических исследований.

Статья подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

## LEONID SIGIZMUNDOVICH LIBROVITCH (28 JANUARY 1891 – 14 DECEMBER 1967)

I. S. Barskov

The paper contains biographical information about the outstanding geologist, stratigrapher and paleontologist L.S. Librovitch, whose 120th anniversary was in 2011. The paper contains a review of his scientific activities and the results of his studies on general problems of stratigraphy, Carboniferous ammonoids and stratigraphy.

## МАРИЯ ИВАНОВНА ШУЛЬГА-НЕСТЕРЕНКО – ВЫДАЮЩИЙСЯ ГЕОЛОГ, ПАЛЕОНТОЛОГ И ПЕДАГОГ

С.К. Пухонто<sup>1</sup>, М.С. Бойко<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН

<sup>2</sup>Палеонтологический институт РАН им. А.А. Борисяка



*Мария Ивановна Шульга-Нестеренко*

Мария Ивановна Шульга-Нестеренко (1891–1964) – крупный специалист по палеозойским аммонитам и мшанкам, доктор геолого-минералогических наук, кавалер Ордена Ленина (1953), замечательный педагог и очаровательная женщина.

Она родилась 24 февраля 1891 г. на Украине, в Киеве, в семье служащего и домохозяйки. После окончания гимназии М.И. Левандовской в Киеве в 1909 г. Мария Ивановна едет в Москву и в 1910 г. поступает на естественное отделение Московских высших женских курсов (2-ой МГУ), единственное учебное заведение России, в котором женщина могла получить высшее образование. В то время курсы играли исключительно важную роль в подготовке русских женщин-геологов, давших нашей стране много выдающихся педагогов и учёных – геологов, стратиграфов и палеонтологов.

Во 2-ом МГУ курсисткам преподавали А.П. и М.В. Павловы, Н.Д. Зелинский, В.И. Вернадский, М.А. Мензбир, А.Е. Ферсман, А.А. Чернов и другие

известные учёные. Кафедру геологии возглавлял В. Д. Соколов – палеонтолог, стратиграф, гидрогеолог, профессор геологии, прекрасный лектор. После его смерти в 1917 г. заведующим кафедрой геологии избирается А.А. Чернов. Среди курсисток, с которыми многие годы была связана по работе и дружила Мария Ивановна – В.А. Варсанюфьева, Е.Д. Сошкина, Т.А. Добролюбова, А.И. Осипова. Все они входили в черновскую группу женщин-геологов – уникальное содружество на кафедре геологии Московских высших женских курсов. Александр Александрович привлекал к научно-исследовательским работам своих учениц, которые с 1911 г. совершали совместные геологические экскурсии на Северный Урал, в верховья реки Печора.

Осенью 1913 г. М.И. начала специализироваться по геологии, и преподавательница А.Б. Миссуна направила её к профессору А.А. Чернову для выбора темы. Он предложил ей описать артинских аммонитов из своих коллекций, дал инструменты и показал, как надо препарировать окаменелости. В 1915 г. М.И. окончила курсы, получила Диплом 1 степени и была оставлена на кафедре геологии для подготовки к профессорскому званию. В 1914–1918 гг. она преподавала естествознание и географию в гимназиях Н.П. Щепотьевой в Москве и М.И. Левандовской в Киеве. С 1916 г. в течение многих лет принимала участие в экспедициях профессора А.А. Чернова в Печорский край.

Свою первую научно-популярную работу М.И. написала ещё в восьмом классе гимназии. Статья называлась: «К вопросу о периодичности ледниковых периодов» (1909)». В следующем (1910) году выходит вторая статья: «Гибель Помпеи и Геркуланеума», в 1914 г. – «Снег и лёд в жизни Земли» и в 1916 г. – «Вулканы и землетрясения».

На курсах был естественно-исторический кружок, в геологической секции которого председательствовала В.А. Варсанюфьева. Она предложила М.И. сделать доклад о периодичности ледниковых периодов. Подготовить доклад ей помогли А.Б. Миссуна и, особенно, А.А. Чернов. Именно с этого времени началось знакомство двух замечательных людей, позднее перешедшее в более тесные отношения. Доклад прошёл хорошо, докладчицу поздравляли. В своём дневнике, который Мария Ивановна вела всю жизнь, она писала, что испытала «...восторг от того, что моя геология победила тину безразличия, в которую меня втягива-

ла жизнь последних двух лет, что она снова заставила меня жить повышенно и сильно, дала волнения, радости и смысл всему...». Она стала чаще бывать в геологической лаборатории, где занималась препарировкой аммонитов из коллекции А.А. Чернова и под его руководством. В 1916 г. была опубликована дипломная работа М.И. — «Парапронориты артинского яруса».

В течение следующих десяти лет интересы М.И. связаны с изучением пермских аммоноидей. Эти работы получили отражение в публикациях: «О спиральных раковин артинских аммонитов» (1925) и «Внутреннее строение раковин артинских аммонитов» (1926).

Затем в руки М.И. попадает обширный фактический материал по мшанкам из слоёв различных возрастов. Чтобы установить их стратиграфическое и корреляционное значение, по совету А.А. Чернова М.И. переключается на их изучение.

В 1919 г. М.И. Шульга-Нестеренко стала ассистентом кафедры геологии Московских высших женских курсов, а после слияния курсов с Московским университетом — ассистентом кафедры геологии и палеонтологии МГУ-1, где вела практические занятия по курсам А.А. Чернова и М.В. Павловой (1919–1930). В 1930 г. создаётся Московский геолого-разведочный институт (МГРИ). М.И. работает там доцентом и ведёт курс палеонтологии. С 1933 г. она читает разработанный ею курс «Методы палеонтологических исследований» и ведёт занятия с аспирантами. Она оказалась не только хорошим учёным, но и талантливым педагогом. Оценивала себя М.И. очень высоко. Интересны воспоминания Т.Г. Сарычевой, которая писала: «Она очень чувствительно реагировала на любую критику и даже на недостаточное преклонение перед нею... М.И. любила комфорт, красивые костюмы, вкусную пищу, сама любила и умела хорошо готовить... Она многих учила и консультировала, но делала это так, чтобы ученики не забывали, что она стоит выше их всех. К подчинённым она была очень требовательна и, по-видимому, не всегда замечала, что была несправедлива или недостаточно тактична. Её лаборанты нередко плакали, как плакала она сама от руководства М.В. Павловой». Д.В. Наливкин дополняет эту характеристику: «...несмотря на всю свою любовь к комфорту, М.И. неизменно и мужественно сопровождала А.А. Чернова во всех его экспедициях. А эти экспедиции были трудными, проходили на глухом и диком Северном Урале» (Наливкин, 1979). Северный и Средний Урал, Северный и Средний Тиман, гряда Чернышева, Пай-Хой, бассейн р. Печора — вот те территории, исследованные «черновской» группой женщин-геологов, в которой не последнюю роль играли работы Шульга-Нестеренко. Были составлены геологические и геоморфологические десятивёрстные карты листов 122, 123 и 124, открыт Печорский угольный бассейн, открыты месторождения различных полезных ископаемых, собран большой палеонтологический материал (Пухонто, 2005).

В 1928 г. М.И. была приглашена на работу в Геологический комитет СССР в отдел монографической обработки, где проработала до 1931 г. Руководителем отдела в то время был академик А.А. Борисьяк. Когда Палеонтологический институт, созданный А.А. в 1930 г., переехал в Москву, М.И. получила приглашение в ПИН АН СССР, где она проработала 17 лет — с 1938 г. по 1955 г. За научные достижения в области палеонтологии в 1938 г. ей была присвоена степень кандидата геолого-минералогических наук без защиты диссертации.

Перейдя на работу в ПИН и оставив педагогическую деятельность, М.И. погрузилась в научную работу. Она опубликовала 35 работ, в том числе 5 монографий, среди них «Нижнепермские мшанки Урала» (1941). Эту работу она защитила как докторскую диссертацию в 1946 г. Несмотря на огромную занятость, М.И. вела активную общественную работу, будучи членом МОИП (с 1915 г.) и членом ВПО (с 1938 г.). Даже уйдя на пенсию, М.И. продолжала работать, составляя раздел по мшанкам для «Основ палеонтологии», который был опубликован в 1960 г.

Мария Ивановна была не только умным и высокообразованным человеком. Она была интересной, общительной, приятной женщиной, очень женственной, остроумной, наделённой писательским и поэтическим даром. А.А. Чернов с первого момента знакомства стал ей симпатизировать, но только в феврале 1933 г. А.А. и М.И. соединили свои судьбы. А в 1942 г. семья переехала в г. Сыктывкар. Всю Великую Отечественную Войну они вместе работали, в основном, по военной тематике, по геологии нефти. М.И. оказывала большую помощь не только в проведении геологических работ в Печорском крае, но и подготовке научных кадров (Юшкин, 1995).

По окончании войны Палеонтологический институт возобновил свою деятельность, М.И. возвратилась в Москву и продолжила свою работу в институте для тома «Основ палеонтологии» по мшанкам.

За выдающиеся заслуги М.И. Шульга-Нестеренко в 1953 г. была награждена Орденом Ленина.

В заключение мы считаем необходимым несколько подробнее остановиться на исследованиях М.И. по аммоноидеям. По этой тематике ею опубликовано всего три работы, так как большую часть ее научного наследия составили работы по палеозойским мшанкам. Однако особая направленность аммонитовых «штудий» М.И., их тщательность и глубина подхода, позволяют им оставаться актуальными до сих пор.

Работа «*Парапронориты артинского яруса*» (1916) является небольшим дополнением к работам А.А. Чернова (1906), по сути это — публикация дипломной работы на Московских высших женских курсах. Несмотря на то, что это рядовая систематическая работа,

именно она отразила становление Шульга-Нестеренко как выдающегося исследователя.

В статье «*О спиральных артинских аммонитов*» (1925) подробно обсуждена геометрия раковинных спиралей артинских аммоноидей. Основным выводом является заключение об изменчивости формы спирали в онтогенезе и таксоноспецифическом характере этих изменений. К сожалению, данное направление исследования морфологии раковин аммоноидей в настоящее время представляется тупиковым, оно не получило дальнейшего развития. Тем не менее, эта статья важна как предваряющая следующую, наиболее значимую работу М.И.

В работе «*Внутреннее строение раковин артинских аммонитов*» (1926) охарактеризованы все детали внутреннего строения раковин палеозойских аммоноидей, известные к тому времени. Шульга-Нестеренко с необычайной тщательностью исследовала эти структуры, одновременно проводя сравнения с данными, уже полученными к тому времени зарубежными авторами. Нужно отметить, что это первая публикация такого рода в отечественной литературе, и помимо прочих ее достоинств, она подтверждает приоритетность Шульга-Нестеренко в области изучения внутреннего строения раковин артинских (и вообще палеозойских) аммоноидей в нашей стране. Непреходящее значение этой работы требует привести здесь краткие комментарии, которые, по нашему мнению, должны быть интересны специалистам по головоногим моллюскам.

Приведем список структур, строение которых было исследовано, согласно авторскому оглавлению с нашими комментариями:

#### ***I. Prosiphio (просифон).***

Важно отметить, что это первое в отечественной науке исследование просифона, хотя каких-то новейших сведений по сравнению с предшествовавшими, эта часть работы не несет,

#### ***II. Coesut (цекум) и форма сифона.***

Важным наблюдением, описанным в этой главе, является пузырчатое («четковидное», как пишет М.И.) строение сифона у двух представителей артинских пролеканитид Урала *Neorponorites* и *Medlicottia*. Более того, отмечается, что подобное строение не отмечалось ранее, кроме двух форм верхнемеловых литоцератид в работе Дж.П. Смита (*Perrin Smith*, 1901), который не привел соответствующих изображений. Никаких физиологических объяснений этому наблюдению Шульга-Нестеренко не приводит. Не существует их и на сегодняшний момент.

#### ***III. Положение сифона на молодых оборотах.***

Здесь впервые в литературе отмечено субцентрального положение сифона в раковинах *Agathiceras*

*uralicum*. Анализируя данный факт, Шульга-Нестеренко отмечает, что по известным ей литературным данным, такое положение является нормальным для мезозойских аммоноидей, но впервые отмечено для палеозойских. Объяснения данные этому факту М.И., сейчас представляются несколько наивными, но мы должны учитывать, что подобное положение сифона у палеозойских аммоноидей было отмечено впервые (причем, в распоряжении было только два экземпляра), и никакой статистики, способной помочь анализу, не существовало.

#### ***IV. Первичный пережим.***

В этой главе описываются наблюдения над первичным пережимом (валиком) у изученных аммоноидей и проводится сравнение с литературными данными. Впервые в отечественной литературе дается описание этой структуры, приводится статистика по длине личиночной раковины и подтверждается вывод о ее большей длине у палеозойских аммоноидей по сравнению с мезозойскими.

#### ***V. Органы, сопровождающие сифон.***

Особое значение имеют исследования по последнему пункту. Дело в том, что изумительная сохранность материала позволила Шульге-Нестеренко увидеть остатки самых тончайших, деликатных тканей внутри камер фрагмокона. Среди обнаруженных тканей, часть можно отнести к структурам, поддерживающим или закрепляющим сифон, в то время как другие не получили никакого объяснения. До М.И. подобные структуры наблюдал лишь один Гранжан (*Granjean*, 1910). И только в последние десятилетия работами Танабе с коллегами (*Tanabe et al.*, 1982) было подтверждено наличие конхиолиновых образований внутри камер фрагмокона, которые по интерпретации И.С. Барскова (1999) могут быть остатками губчатой органической ткани — депо внутрикамерной жидкости.

Таким образом, уникальные результаты, полученные Марией Ивановной при изучении внутреннего строения раковин аммоноидей, до сих пор являются надежным базисом такого рода исследований.

Мария Ивановна Шульга-Нестеренко ушла из жизни 13 ноября 1964 г. после тяжелой и продолжительной болезни, похоронена в Москве.

Статья подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

### **Список литературы**

*Барсков И.С.* Почему у аммоноидей сложные перегородки и лопастные линии? // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М.: ПИН РАН, 1999. С. 53–61.

*Наливкин Д.В.* Наши первые женщины-геологи. Л.: Наука. 1979. С.133–144.

*Пухонто С.К.* Выдающиеся женщины-геологи – исследователи Печорского края // Ин-т ИИЕТ им. С.И. Вавилова. Годичная научная конференция, 2005. М.: Диполь-Т, 2005. С. 454–458.

*Чернов А.А.* Артинский ярус. Аммонии бассейнов Яйвы, Косьвы и Чусовой // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Нов. сер. 1907. Т. 20. №№ 3,4. С. 270–401.

*Шульга-Нестеренко М.И.* Парапронориты артинского яруса. “Группа *Parapronorites permicus*” // Зап. О-ва любителей естествозн., антроп. и этнограф. Геол. отдел. 1916. Вып. 4. С. 87–107.

*Шульга-Нестеренко М.И.* О спиральных артинских аммонитов // Бюлл. МОИП. отд. геол. 1925. Т. III (№1-2). С. 124–146.

*Шульга-Нестеренко М.И.* Внутреннее строение раковин артинских аммонитов // Бюлл. МОИП. отд. геол. 1926. Т. IV (№1-2). С. 81–100.

*Юшкин Н.П.* (ред.) Александр Александрович Чернов // Ин-т геологии Коми научн. центра УрО РАН. – СПб.: Наука. 1995. С. 60–143; 176–228.

*Grandjean F.* Le siphon des ammonites et des belemnites // Bulletin Soc. Géol. de France. 1910. Ser.4. Vol.10. P. 496–519.

*Smith Perrin J.* The larval coil of Baculites // American Naturalist. 1901. Kessinger Publ. Vol. XXV. 16 p.

*Tanabe K., Fukuda Y., Obata I.* Formation and function of the siphuncle-septal neck structures in two Mesozoic ammonites // Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan. N.S. 1982. № 128. P.433–443.

**MARIA IVANOVNA SHULGA-NESTERENKO,  
AN OUTSTANDING GEOLOGIST, PALEONTOLOGIST AND TEACHER**

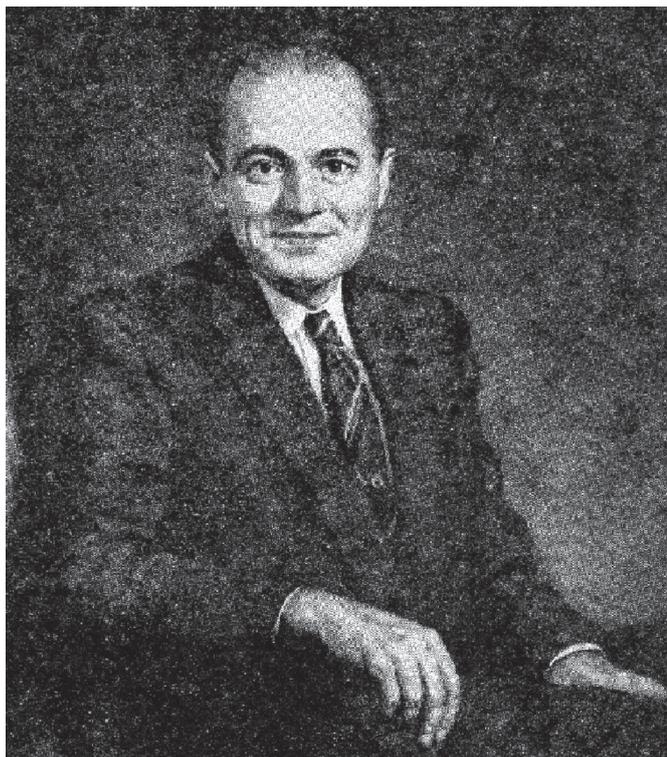
**S.K. Pukhonto and M.S. Boiko**

The paper contains biographical information about the outstanding geologist, paleontologist and teacher M. I. Shulga-Nesterenko, whose 120th anniversary was in 2011. The achievements of Maria Ivanovna in the study of Permian ammonoids, especially their shell interior, are discussed.

## АРТУР МИЛЛЕР И ВИЛЬЯМ ФЕРНИШ – ВЫДАЮЩИЕСЯ АМЕРИКАНСКИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИ

Т.Б. Леонова

Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН  
e-mail tleon@paleo.ru



*Артур Миллер*

В этом году мы отмечаем юбилеи двух выдающихся американских палеонтологов, крупнейших специалистов по палеозойским цефалоподам: Артура К. Миллера (1902–1963) – 110 лет со дня рождения и его ученика и соратника Вильяма М. Ферниша (1912–2007) – 100 лет со дня рождения.

Свою научную деятельность Миллер начал в Йельском университете под руководством знаменитых палеонтологов Чарльза Шухерта и Карла Данбара, которые в 20-х годах прошлого века впервые организовали группу по изучению ископаемых беспозвоночных. В 1930 году он получил степень доктора философии (Ph. D. in geology) по представленной диссертации об ордовикских наутилоидеях штата Вайоминг.

Основная часть научной жизни Миллера прошла в университете штата Айова, где он начал свой путь с должности ассистент-профессора в 1930 г., а в 1952-ом году стал руководителем Геологического департамента. Помимо преподавательской деятельности АКМ актив-



*Вильям Ферниш*

но занимался изучением ископаемых цефалопод. Он опубликовал около 200 научных работ, из них 11 крупных монографий и сводок. В 1958 г. Миллер был избран президентом Палеонтологического общества США.

Благодаря пламенному энтузиазму и незаурядным педагогическим способностям А.К. Миллеру удалось сплотить вокруг себя коллектив единомышленников, а Геологический факультет университета Айовы превратить в крупнейший в США центр по подготовке кадров и исследовательской работы по изучению палеозойских цефалопод. Среди многочисленных учеников Миллера были такие известные палеонтологи как Билл Ферниш, Уолтер Янгквист, Брайан Гленистер. Группа молодых ученых под руководством АКМ успешно развивала идеи своих знаменитых предшественников Альфеуса Хайетта и Джона Перрина Смита, которые стояли у истоков применения онто-филогенетического метода в изучении аммоноидей. Они признавали, что развитие лопастной линии в онтогенезе в общих чертах

повторяет филогенетическую историю группы, и в своих исследованиях опирались на этот принцип.

Научные интересы Миллера были чрезвычайно широки. Он хорошо знал и аммоноидей, и наутилоидей. Его перу принадлежат такие фундаментальные монографии по неаммоноидным цефалоподам, как: «Пенсильванские наутилоидеи Мидконтинента» (1933), «Ордовикские цефалоподы Баффиновой Земли» (1954), «Пермские наутилоидеи Америки» (1949), «Третичные наутилоидеи Америки» (1947). Но основное внимание Миллер уделял исследованиям аммоноидей. Он опубликовал несколько монографий по девонским (1938) и пермским аммоноидеям Америки (1940, 1944) и множество статей по другим палеозойским аммоноидеям.

Работы Миллера были выполнены на высочайшем уровне и прекрасно иллюстрированы, что является необходимым качеством хороших палеонтологических работ. Он был настолько углублен в науку, что продолжал трудиться, несмотря на тяжелую болезнь, мучившую его многие годы. Своим ученикам он любил повторять: «Нам платят за то, что мы предпочли бы делать и по собственному желанию; так почему бы нам не приложить несколько больше усилий, чем обычно?»

В университете Айова рабочий кабинет А.К. Миллера сохраняется как мемориальный. Там находится богатейшая библиотека, собранная им и переданная в дар факультету, на стене висит его портрет, фотография которого помещена в этой статье.

Наиболее близким и плодотворным оказалось сотрудничество АКМ с его учеником В.М. Фернишем. Ими совместно написаны великолепные работы по палеозойским аммоноидеям (монография «Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas»), разработана классификация палеозойских аммоноидей (*Anarcestina*, *Goniatitina*, *Prolecanitina*), которая вошла в американский справочник *Treatise in Invertebrate... Part* (1957).

Вильям Мадисон Ферниш, или как называли его все коллеги — Билл, прожил очень долгую жизнь, большую часть которой он посвятил палеонтологии. Родился в 1912 г. в Типтоне, штат Айова. В этом городке окончил школу и колледж. Затем он поступил в университет Айовы, где в 1934 году получил степень бакалавра, затем под руководством профессора Миллера — степень магистра (1935 год), а через три года — степень доктора философии (*Ph.D. in geology*). Билл Ферниш в течение двух лет исполнял обязанности ассистента-исследователя в университете Айовы. В 1940 г. перешел на преподавательскую работу в государственный университет Оклахомы. Там он трудился всего два года, а во время Второй мировой войны работал в качестве геолога-нефтяника в Техасе и Луизиане, после войны — в Венесуэле и Южной Аравии. В 1953 году Ферниш вернулся в университет Айовы на должность профессора, читал

лекции по общей геологии, стратиграфии и нефтяной геологии. Его педагогическая деятельность успешно совмещалась с полевыми и лабораторными исследованиями. Ферниш больше не менял места работы вплоть до ухода на пенсию в 1978 г. Но и после формального выхода на пенсию Билл продолжал плодотворную исследовательскую деятельность. В восьмидесятые и девяностые годы выходят его статьи в соавторстве с Б. Гленистером и другими исследователями по разным группам палеозойских аммоноидей (Glenister, Furnish, 1980; 1987; 1988a, б; Blendinger, Furnish, Glenister, 1992; Zhou, Glenister, Furnish, Spinosa, 1999 и др.). Последняя его работа — ревизованный том Третиза по каменноугольным и пермским аммоноидеям, вышла в 2009 г. уже после его смерти. Этот том готовился более 15 лет, и Билл Ферниш внес весомый вклад в его создание. Всего же им опубликовано более сотни работ. В своих трудах он уделял много внимания палеозойским головоногим и, особенно, аммоноидеям. Эти работы охватывали весь спектр проблем, связанных с эволюцией, экологией, биогеографией и биостратиграфией вымерших головоногих. Будучи опытным полевым геологом, он создал немало первоклассных стратиграфических работ, его статья о ярусном делении перми до сих пор остается лучшей (Furnish, 1973). Билл Ферниш был пионером в области конодонтовой биостратиграфии, его первая работа по конодонтам была опубликована в 1938 г.

Мое личное знакомство с Биллом началось в 1995 году, когда ему было уже 83 года. Но при первой же встрече меня поразили его юношеский энтузиазм и прекрасная память, он мог точно сказать, в каком из многочисленных шкафов в знаменитом хранилище университета Айовы лежит тот или иной экземпляр и чем он замечателен, он хорошо представлял себе детали таксономии пермских аммоноидей. Наша последняя встреча состоялась в 2000 г. Каждый вторник во время моего двухмесячного пребывания в Айове 88-летний Билл приезжал в университет, мы вместе изучали под микроскопом интересные образцы и обсуждали многие нерешенные вопросы систематики. Его огромная эрудиция и живой интерес ко всем проблемам нашей науки делали эти встречи незабываемыми. Билл был абсолютно открыт всему новому и с большим вниманием вникал в мои предложения по реконструкции филогенетических связей в различных группах семейственного ранга. Часто соглашался со мной, иногда спорил. Ему было очень важно, чтобы я проверила его исследование онтогенеза среднепермского рода *Mexicosceras*, который не вписывался в общую схему развития циклолобид. Он неоднократно звонил в Вашингтон, чтобы мне непременно прислали необходимый оригинал, и добился этого, несмотря на летнее каникулярное время. На прощание он отдал мне для изучения несколько образцов *Mexicosceras* из своих сборов.

Цефалоподовая школа в университете Айовы, основанная профессором Миллером, разрослась и

окрепла благодаря трудам и заботам Билла Ферниша. В Айове подготовили и защитили диссертации практически все американские и канадские специалисты, которые работают или хотя бы временно работали по палеозойским цефалоподам. Среди них такие известные палеонтологи как Брайан Гленистер, Уолтер Нассичак, Клод Спиноза, Брюс Сондерс, Дэвид Ворк, Уолтер Мангер, Лиса Микс, Тэмра Скиаппа, Алан Тигус и многие другие.

Билл был очень добрым и отзывчивым человеком. Известно, что он помогал своим младшим коллегам не только советом, но и материально, пока они не вставали крепко на ноги. У него была прекрасная семья, в которой выросло пятеро детей и 16 внуков.

### Список литературы

- Blendinger W., Furnish W. M., Glenister B.F.* Permian cephalopod limestones, Oman Mountains: evidence for a Permian seaway along the northern margin of Gondwana // *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*. 93. 1992. P.13–20.
- Furnish W.M.* Permian stage names // Permian and Triassic systems and their mutual boundary. *Mem. Canad. Soc. Petrol. Geol.* 1973. V. 2. P.522–548.
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z.* Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida) // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt. L. Mollusca 4. Revised. 2009. V. 2. P.1–258.
- Glenister B.F., Furnish W.M.* New Permian representatives of ammonoid superfamilies Marathonitaceae and Cyclolobaceae // *J. Paleontol.* 1987. V.81. № 5. P. 982–998.
- Glenister B.F., Furnish W.M.* Patterns in stratigraphic distribution of Popanocerataceae, Permian ammonoids // *Senckenberg. Lethaea*. 1988b. V.69. No 1/2. P. 43–71.
- Glenister B.F., Furnish W.M.* Permian ammonoids // *The Ammonoidea*. Ed. M.R. House, J.R. Senior. L.; N.Y.: Acad. press., 1980. P. 49–64.
- Glenister B.F., Furnish W.M.* Terminal progenesis in late Paleozoic ammonoid families // *Cephalopods: Present and past*. Eds. Wiedemann J., Kullmann J. Stuttgart: Schweizerbart. Verlagsbuchhandl., 1988a. P. 51–66.
- Glenister B.F., Furnish W.M.* The Permian ammonoids of Australia // *J. Paleontol.* 1961. V. 35. № 4. P. 673–736.
- Miller A.K., Furnish W.M.* The late Paleozoic ammonoids families Adrianitidae and Agathiceratidae // *Paleontol. Zeitschr.* 1939. Bd. 21. P. 297–303.
- Miller A.K., Furnish W.M.* Paleozoic Ammonoidea (Anarcestina, Goniatitina, Prolecanitina) // *Treatise on invertebrate paleontology*. N.Y., 1957d. P. 11–100.
- Miller A.K., Furnish W.M.* Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas // *Spec. Pap. Geol. Soc. Amer.* 1940. N 26. P. 1–242.
- Miller A.K., Furnish W.M.* The classification of the Paleozoic ammonoids // *J. Paleontol.* 1954. Vol. 28. № 5. P. 685–692.
- Zhou Z., Glenister B.F., Furnish W.M., Spinosa C.* Eustatic control of multi-episodic extinction in Permian ammonoids // *Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении*. М.: ПИН РАН. 1999. С.195–212.

## ARTHUR K. MILLER AND WILLIAM MADISON FURNISH, OUTSTANDING AMERICAN PALEONTOLOGISTS

T. B. Leonova

The paper contains biographical information about the outstanding American cephalopod researchers A.K. Miller (1902–1963) and W.M. Furnish (1912–2007). Their roles in establishing the American scientific school of cephalopod specialists are discussed. The paper gives a review of the main direction of their scientific research and the results of their studies on Paleozoic ammonoids and Devonian–Permian stratigraphy.

## МИХАИЛ СЕМЕНОВИЧ МЕСЕЖНИКОВ: АММОНИТЧИК, БИОСТРАТИГРАФ, ГЕОЛОГ

В.А. Захаров, М.А. Рогов

Геологический институт РАН, г. Москва  
mzarctic@gmail.com

*«Мы умеем и в жизни руду дорогую  
отличать от породы пустой...»*

из песни о геологах

А.Н. Пахмутовой



*М.С. Месежников (в центре) на р. Ятрия (Приполярный Урал) во время экскурсии Международного симпозиума по верхней юре и границе юра-мел. Слева — К.В. Паракетов, справа — Д. Кэлломон (Англия), июль 1977 г.*

Среди опубликованных работ М.С. Месежникова имеются статьи и книги по морфологии и систематике аммонитов, стратиграфии, палеобиогеографии, седиментологии и палеогеографии юры и мела. Кем же был Михаил Семенович: палеобиологом или геологом? Будучи многогранным по интересам и широко образованным профессионалом, М.С. Месежников одинаково свободно владел биологическими методами для решения геологических задач и располагал обширной геологической информацией для объяснения причинно-следственных связей биологической эволюции. Проблемы взаимоотношения среды и биоты и пространственно-временные аспекты развития и расселения морских беспозвоночных и, прежде всего, аммонитов в юрском периоде постоянно находились

в центре его внимания. Однако вопросы палеобиогеографии никогда не были в творчестве Михаила Семеновича самодостаточными. Он всегда тесно увязывал их с одной из важнейших стратиграфических задач — прослеживанием биостратонов: зон и слоев с остатками фауны на площади (Захаров, 2006). “Изменение границ палеобиогеографических областей и провинций имеет значение, прежде всего, для стратиграфии” (Месежников, 1974, с.78).

М.С. получил высшее геологическое образование в знаменитом Ленинградском Горном институте — старейшей высшей горной школе страны по специальности «геология и разведка нефтяных и газовых месторождений». В большом отделе стратиграфии и палеонтологии ВНИГРИ, куда он был распределен после окончания в 1955г. ВУЗа, М.С. стал неформальным лидером задолго до назначения на административные посты. В 1972 г. в 40-летнем возрасте он был избран на должность руководителя этого отдела ВНИГРИ.

Незаурядные организаторские способности, великолепная память, глубокие профессиональные знания, умение видеть перспективу научного направления, выбрать стратегию исследований, сплотить специалистов для решения проблемы все эти качества определили не только его личную научную судьбу, но и успех всего научного направления, которое он возглавил (Кузнецова, Козлова, 1999; Захаров, 2006). Большое место в его геологической жизни занимали экспедиции, которые дали возможность собрать огромный материал, изучить и послойно описать важнейшие разрезы юры северных районов страны, собрать уникальные коллекции юрских аммонитов (Захаров, 2011). Он любил эти окаменелости, с азартом коллекционировал их, самостоятельно изучая разрезы бореальной верхней юры. Кроме того, полевые отряды из ВНИГРИ привозили в институт аммонитов из юрских и меловых отложений, практически всей территории СССР. Все эти коллекции М.С. просматривал лично. Так что он хорошо знал мезозойских аммонитов в целом, но профессионально глубоко изучал, прежде всего, верхнеюрских аммонитов Северной Евразии.

Его кандидатская работа, защищенная в 1963 г., была посвящена верхнеюрским аммонитам Приполярного Урала (Захаров, Месежников, 1974). Кимериджские и волжские аммониты из этих отложений к началу работ М.С. были достаточно хорошо извест-

ны, но детали стратиграфического распространения таксонов и зональные последовательности оставались ещё недостаточно изученными. Детальное изучение разрезов позволило установить большое число новых или неизвестных ранее на Приполярном Урале таксонов. Впервые за Уралом были встречены аммониты рода *Gravesia*, описаны многочисленные новые виды родов *Eosphinctoceras*, *Subdichotomoceras*, *Dorsoplanites*, *Pectinatites*, *Laugeites*, имеющие большое значение для зонального (и, как показывают исследования последних лет, инфразонального) расчленения волжского яруса Арктики. Благодаря исследованиям М.С. был расчленен на зоны кимеридж Приполярного Урала. Вскоре те же самые зоны (в том числе вошедшие в последнее время в Бореальный стандарт предложенные Месежниковым зоны *Pictonia involuta*, *Rasenia borealis* и *Amoebites kitchini*) были прослежены на Таймыре, в Хатангской впадине и на островах Советской Арктики. К концу 60-х годов относятся и первые публикации М.С., посвященные общим проблемам зональной стратиграфии и палеобиогеографии. В 60-тые и 70-тые годы М.С. переключился на разрезы юры Таймыра, Хатангской впадины, Анабарского порога. Здесь были обнаружены богатые комплексы оксфорд-волжских аммонитов, отличающихся заметным своеобразием. В кимеридже преобладали кардиоцератида, а из аулакостефанид наиболее многочисленными являлись редкие или отсутствующие вне Арктики своеобразные *Pictonia* из группы *P. involuta* и *Zenostephanus*. В кимеридже Хатангской впадины встречались также открытые М.С. бореальные оппелииды из группы “*Streblites*” *taimyrensis* (сейчас – в роде *Suboxydiscites*). Волжские аммонитовые фауны Таймыра также оказались отличными от таковых как Приполярного Урала, так и Якутии. Наиболее характерными для них были необычные дорзопланиды, отнесенные М.С. к новому роду *Taimyrosphinctes*. Позднее эти аммониты были найдены на Приполярном Урале, а в последние годы и в других бореальных регионах. В течение 10 лет почти ежегодно в составе комплексной экспедиции, состоявшей из сотрудников трех институтов (ВНИГРИ, НИИГА и ИГиГ СО АН СССР) М.С. выезжал на полевые работы в районы крайнего севера Восточной Сибири, Тимано-Печорской области и басс. р. Волги. Анализ собранных обширных палеонтологических коллекций и геологических материалов послужил основой для подготовки и защиты докторской диссертации в 1975 г. по кимериджскому и волжскому ярусам Севера СССР, опубликованной в виде книги спустя почти 10 лет (Месежников, 1984). В этой работе был подведен итог двадцатилетним исследованиям М.С. и представлены детальные сведения по аммонитам и зональной стратиграфии терминальной юры Советской Арктики. В палеонтологической части работы основное внимание было уделено ключевым группам для расчленения и корреляции бореального кимериджа и волжского яруса

– кардиоцератидам, аулакостефанидам и дорзопланидам. Во всех этих семействах были установлены неизвестные ранее в Арктике или новые виды. В монографии также были приведены детальные описания разрезов и даны характеристики всех зон кимериджского и волжского ярусов Арктики. Большое внимание было также уделено сходству и различиям комплексов одних и тех же зон в разных районах. При этом М.С. был единственным из отечественных специалистов по аммонитам в то время, кто обращал большое внимание не только на качественную, но и на количественную характеристику аммонитовых комплексов.

К середине 1980-х годов, когда была опубликована докторская диссертация М.С., им были получены принципиально новые данные по средне- и верхне-волжскому подъярусам, а также рязанскому горизонту Русской платформы, пограничному интервалу юры и мела Приполярного Урала. Итогом этих работ стала детализация расчленения и уточнение корреляции средне-волжско-рязанского интервала в пределах наиболее биогеографически неоднородной Бореально-Атлантической области. К этому же времени относится и начало работ по изучению среднего и верхнего оксфорда Русской платформы, которые проводил М.С. вместе со своими коллегами. И здесь удалось в течение нескольких лет достичь больших успехов. В результате исследований средне- и верхнеоксфордского подъярусов Русской платформы группой Месежникова здесь удалось установить полную последовательность зон и подзон, известную к этому времени на севере Европы, и (первые для нашей страны) заложить основы инфразонального расчленения.

Изучению морфологии, систематики и филогении верхнеюрских аммонитов М.С. Месежников уделял, конечно, значительное внимание. Однако следует сказать, что конечной целью исследований М.С. были биостратиграфические результаты. Морфолого-систематические исследования служили лишь фундаментом для разработки зональных шкал верхней юры. Разработанная им зональная аммонитовая шкала кимериджа и волжского яруса севера СССР является наиболее существенным вкладом в детальную стратиграфию бореальных отложений. Проблему биостратиграфической зоны М.С. рассматривал в тесной связи с биогеографией. Распространение каждой зоны, по мнению М.С., связано с особенностями расселения фауны в течение зонального момента, т.е. с биогеографическим районированием этого момента. Вывод был однозначным: аммонитовая зона ограничена провинциально (Месежников, 1969). “...Провинции имеют определенные границы лишь в течение одного зонального момента, и, таким образом, зоны имеют отчетливую связь именно с провинциями” (там же, с. 51). Эта идея нашла отражение в региональных зональных шкалах на севере СССР и в бореальной области в целом. Представления о динамике палеозоохорий получили дальнейшее раз-

витие в одной из наиболее ярких статей по общим вопросам палеобиогеографии – “О характере изменения границ палеозоогеографических областей и провинций” (Месежников, 1974). Приняв за основу вскрытые им закономерности в расселении позднеюрских аммонитов бореальной области Михаил Семенович дал блестящий анализ принципов выделения палеозоохорий и показал, что разница между нео – и палеозоохориями, прежде всего, в том, что последние в отличие от первых прямо не связаны с ландшафтами. Это положение совершенно непривычно для палеонтологов, которые обычно напрямую связывают границы палеозоохорий с однородностью факторов среды в ее пределах (Захаров, 2006).

Будучи по образованию геологом-нефтяником и работая в нефтяном институте, М.С. уделял большое внимание геологической истории осадочных бассейнов юры и мела на севере Евразии, общим закономерностям осадконакопления и условиям формирования геологических тел разной природы. В конце 1960-х годов коллективом геологов ВНИГРИ под руководством М.С. Месежникова и С.А. Чирвы был подготовлен крупный синтез по палеогеографии севера СССР в юрском и меловом периодах (Месежников и др., 1971). В этом исследовании были реализованы некоторые новые “динамические» идеи, связанные с показом на картах-схемах изменений соотношения море-суша в течение века”, что позволяло по единому рисунку судить об изменении палеогеографической ситуации во времени.

М.С. Месежников являлся горячим сторонником кооперации при организации работ и комплексности в решении задач палеонтологии, стратиграфии и палеогеографии. Мультидисциплинарность исследований начиналась с полевых работ, в которых принимали участие специалисты из разных научных центров страны и практически по всем группам ископаемых организ-

мов, а также и по веществу – литологии и геохимии. Время показало, что такой подход к организации труда способствовал повышению уровня и эффективности научно-исследовательских работ и полностью себя оправдал. Этому во многом способствовал сам М.С. Месежников, незаурядная личность которого оказывала глубокое влияние на дела и результаты работ коллектива.

## Список литературы

*Захаров В.А.* Проблемы палеогеографии и палеобиогеографии в трудах М.С. Месежникова. // Проблемы стратиграфии и палеонтологии мезозоя. Научные чтения, посвященные М.С. Месежникову. СПб.: ВНИГРИ. 1999. С. 18–26.

*Захаров В.А.* Свеча горела... (памяти Михаила Семеновича Месежникова) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 14, № 5. 2006. С. 140–143.

*Захаров В.А.* Покорение юры Арктики. К 80-летию Михаила Семеновича Месежникова // В.А. Захаров (отв. ред.). Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Научные материалы 4-го Всероссийского совещания. СПб.: ООО “Изд-во ЛЕМА”. 2011. С. 7–19.

*Захаров В.А., Месежников М.С.* Волжский ярус Приполярного Урала // Труды ИГиГ СО АН СССР. 1974. Вып.196. 176 с.

*Кузнецова К.И., Козлова Г.Э.* Михаил Семенович Месежников (1931-1989) // Проблемы стратиграфии и палеонтологии мезозоя СПб: ВНИГРИ. 1999. С. 4–5.

*Месежников М.С.* О характере изменения границ палеозоогеографических областей и провинций // Труды ИГиГ СО АН СССР. 1974. Вып.80. С. 77–87.

*Месежников М.С.* Кимериджский и волжский ярусы севера СССР. Л.: Недра. 1984. 224 с.

*Месежников М.С., Балабанова Т.Ф., Веренинова Т.А. и др.* Палеогеография севера СССР в юрском и меловом периодах // Тр. ВНИГРИ., 1971. Вып.304. С.3-132.

## MIKHAIL SEMENOVICH MESEZHNIKOV: AMMONITOLOGIST, BIOSTRATIGRAPHER, GEOLOGIST

V.A. Zakharov, M.A. Rogov

Review of most important scientific results by M.S. Mesezhnikov is presented. His advances in ammonoid systematics and palaeobiogeography are considered in light of their significance for biostratigraphical subdivision of the Boreal Oxfordian–Ryazanian.

## Н.В. БЕЗНОСОВ И ЕГО ВКЛАД В ИЗУЧЕНИЕ АММОНИТОВ И СТРАТИГРАФИИ ЮРЫ

В.В. Митта<sup>1</sup>, И.А. Михайлова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
mitta@paleo.ru

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Николай Викторович Безносков родился 20 марта 1931 г. в г. Горький (Нижний Новгород). В 1948 г. поступил на геологический факультет МГУ, который успешно закончил в 1953 г.

Научные интересы Н.В. Безносова определились еще в студенческие годы, когда он начал специализироваться на изучении аммоноидей и стратиграфии юрских отложений Крыма и Сев. Кавказа. По окончании университета он был оставлен на кафедре палеонтологии в аспирантуре, сочетая ее с работой во ВНИИГаз (1956–1966 гг.). В 1958 г. защитил кандидатскую диссертацию по теме «Среднеюрские и келловейские аммониты Крыма и Северного Кавказа». Часть материалов диссертации вошла в монографию по филло- и литоцератам (Безносков, 1958) – работу, которая и по настоящее время остается непревзойденной по этой группе аммоноидей как по тщательности наблюдений и описаний, так и по объему обработанного материала. Н.В. проследил развитие лопастной линии и формы сечения оборотов на ранних стадиях, которое положил в основу систематики таксонов высокого ранга. Он отметил различия в форме и скульптуре взрослых аммоноидей, важные для диагностики видов и родов. Здесь же им были предприняты попытки первого подразделения раковин на «мужские» и «женские».

Следующей крупной работой Безносова было участие в издании русской версии знаменитой сводки В.Дж. Аркелла по юрским отложениям Земного шара (Аркелл, 1961). Н.В. выступал здесь не только как редактор, но и как переводчик главы по Британским островам. Им же написаны комментарии к части, посвященной альпийской складчатой области Юга СССР.

В монографии по Северному Кавказу (Безносков, 1967) им приведены описания опорных разрезов байоса и бата, и стратиграфические схемы этих отложений порайонно и для всего региона в целом. Н.В. не оставляет работу по совершенствованию стратиграфических схем Кавказа и в последующем, после перехода на работу во ВНИГНИ (1967 г.). Под его общим руководством была подготовлена Объяснительная записка ... (Безносков и др., 1973). Но основным регионом исследований Безносова во ВНИГНИ становится Средняя Азия – Узбекистан и Туркменистан. Здесь в центре его внимания, с учетом направления работ института, были проблемы

нефтяной геологии. Но уже через несколько лет полных исследований и обобщения материалов предшественников, публикуются стратиграфические схемы юры Запада Средней Азии (Безносков и др., 1970). В 1975 г. Н.В. защитил докторскую диссертацию «Региональные стратиграфические схемы ниже- и среднеюрских отложений Северного Кавказа и Средней Азии и теоретические основы их разработки».

Безносков часто сожалел, что в последовавшие годы у него оставалось мало времени на изучение аммонитов. Тем не менее, в 1970–80-е годы им, часто совместно с женой и соратницей В.В. Кутузовой, подготовлены статьи по систематике отдельных таксонов среднеюрских аммонитов (Безносков, 1982; Безносков, Кутузова, 1975, 1982, 1990; и др.), по стратиграфии юры Большого Балхана, Копет-Дага, Туаркыра, Юго-Западного Гиссара. Отдельным циклом выходят статьи по системе высших таксонов аммоноидей юры и мела (Безносков, Михайлова, 1981, 1983, 1991 и др.).

С 1987 г. Безноскову удается обосновать необходимость постановки во ВНИГНИ тематических работ по разработке палеонтологического обоснования стратиграфического расчленения юрских отложений Средней Азии на основе монографического изучения аммоноидей и микрофоссилий. Это дает возможность не только переизучить опорные разрезы среднеазиатской юры и существенно пополнить коллекции, но и посвятить больше времени камеральному исследованию аммонитов. Результатом этих работ стал целый ряд монографий (Безносков, Митта, 1993; 1995; 1998, 2000), к сожалению, две последние увидели в свет уже после кончины Н.В. Безносова. Кроме био- и стратиграфии и систематики его живо интересовали вопросы палеобиологии и палеоэкологии аммонитов (Безносков, Митта, 1995, 1996, 2002).

На протяжении двух десятилетий Н.В. Безносков был заведующим сектором и отделом литолого-стратиграфических исследований ВНИГНИ, возглавлял коллектив численностью более 80 человек, был уважаем и любим сотрудниками. Сердце его было надорвано в начале 1990-х годов, когда приходилось 2–3 раза в год подписывать списки на сокращение штатов, нередко «резать по-живому». Получив несправедливый выговор дирекции, Н.В. подал заявление об уходе.

Последние несколько лет Безносов жил преимущественно на даче в подмосковных Вербилках. Тем не менее, он активно работал, периодически приезжая в Москву для встреч и обсуждения с соавторами деталей рукописей. Были оригинальные идеи о происхождении и эволюции аммоноидей, творческие планы, которым не суждено было осуществиться. 16 декабря 1997 г., вернувшись после прогулки с любимой кавказской овчаркой, Н.В. Безносов прилег отдохнуть и уже не проснулся.

10 лет спустя вышел в свет двухтомный атлас ископаемых фанерозоя Узбекистана, где использованы материалы Н.В. Безносова (Mitta, Besnosov, 2007). В честь Н.В. Безносова названы новые виды аммоноидей – *Partschiceras besnosovi* Sturani, 1971; *Loczyceras besnosovi* Miita, 2000; *Oraniceras besnosovi* Mitta et Seltzer, 2002.

### Список литературы

- Аркелл В.* Юрские отложения земного шара. Безносов Н.В., Михайлов Н.П., Тучков И.И. (ред.) / М.: изд-во иностр. лит-ры. 1961. 801 с.
- Безносов Н.В.* Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. *Phylloceratina* и *Lytoceratina*. Л.: Гостоптехиздат, 1958. 118 с.
- Безносов Н.В.* Байосские и батские отложения Северного Кавказа // М.: Недра, 1967. 179 с. (Труды ВНИИГаз, вып. 28/36).
- Безносов Н.В.* (ред.) и др. Объяснительная записка к стратиграфической схеме юрских отложений западных районов Средней Азии. М.: Недра, 1973. 167 с.
- Безносов Н.В.* (ред.) и др. Объяснительная записка к стратиграфической схеме юрских отложений Северного Кавказа. М.: ВНИГНИ, 1970. 194 с.
- Безносов Н.В.* К систематике перисфинктид (*Ammonoidea*) // Палеонтол. журн. 1982. № 1. С. 54–64.
- Безносов Н.В., Митта В.В.* Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М.: Недра, 1993. 347 с.
- Безносов Н.В., Митта В.В.* Верхнеюрские аммонитиды и черные сланцы Центральной Азии // М.: ВНИГНИ, 1995а. 124 с.
- Безносов Н.В., Митта В.В.* Полимофизм юрских аммоноидей // Палеонтол. журн. 1995б. № 2. С. 41–50
- Безносов Н.В., Митта В.В.* «Карликовые» аммониты зоны *calloviense* Большого Балхана, обстановки захоронения и обитания (келловей, Западный Туркменистан) // Палеонтол. журн. 1996. № 3. С. 28–33.
- Безносов Н.В., Митта В.В.* Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса – нижнего бата Северного Кавказа // Бюлл. коллекц. фонда ВНИГНИ, № 1. 1998. 70 с.
- Безносов Н.В., Митта В.В.* Геология и аммониты юрских отложений Большого Балхана (Западный Туркменистан) // Бюллетень КФ ВНИГНИ. № 5. 2000. 115 с.
- Безносов Н.В., Митта В.В.* Жизненные формы и типы захоронений позднебайосских-среднебатских аммоноидей Северного Кавказа и Центральной Азии // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 2002. Т. 77. Вып. 5. С. 49–58.
- Безносов Н.В., Михайлова И.А.* Систематика среднеюрских лептосфинктин и зигзагицератин // Палеонтол. журн. 1981. № 3. С. 47–60.
- Безносов Н.В., Михайлова И.А.* Эволюция юрско-меловых аммоноидей // Докл. АН СССР. 1983. Т. 269. № 3. С. 733–737.
- Безносов Н.В., Михайлова И.А.* Высшие таксоны юрских и меловых *Ammonitida* // Палеонтол. журн. 1991. № 4. С. 3–18.
- Безносов Н.В., Кутузова В.В.* *Parkinsonia* (*Oraniceras*) из нижнего бата Средней Азии и Северного Кавказа // Новые данные по стратиграфии мезозойских отложений нефтегазоносных регионов Юга СССР. Тр. ВНИГНИ. Вып. 171. 1975. С. 96–104.
- Безносов Н.В., Кутузова В.В.* Систематика паркинсонид (*Ammonitida*) // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 41–52.
- Безносов Н.В., Кутузова В.В.* Систематика среднеюрских гетероморфных аммонитов // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 23–30.
- Mitta V.V., Besnosov N.V.* Jurassic System Cephalopods. In: Kim A.I. et al (eds). Palaeontological atlas of Phanerozoic faunas and floras of Uzbekistan. V. II. Mesozoic and Cenozoic. Tashkent, 2007. P. 26–41, Pl. 9–19.

## N.V. BESNOSOV AND HIS CONTRIBUTION TO THE STUDY OF JURASSIC AMMONITES AND STRATIGRAPHY

V.V. Mitta, I.A. Michailova

The paper contains biographical information about the outstanding geologist, stratigrapher, and paleontologist Nikolai Besnosov (1931–1997). The paper gives a review of the main direction of his scientific research and the results of his studies on Jurassic ammonites and stratigraphy of Crimea, North Caucasus and Central Asia

## Н.А. БОГОСЛОВСКИЙ И ЕГО ВКЛАД В ИЗУЧЕНИЕ АММОНИТОВ И БИОСТРАТИГРАФИИ НИЖНЕГО МЕЛА ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

(К 150-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

И.А. Стародубцева

Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, Москва  
ira@sgm.ru



*Николай Андреевич Богословский*  
(фототека отдела истории геологии ГГМ РАН)

Николай Андреевич Богословский (1862–1914) – почвовед и геолог, известен среди специалистов, занимающихся изучением нижнемеловых отложений Центральной России как исследователь, выделивший рязанский горизонт и сопоставивший его с берриасом Западной Европы. Предложенная им стратиграфическая схема нижнего мела была принята большинством отечественных геологов. Н.А. Богословским монографически описаны раннемеловые аммониты центра и севера Европейской России.

Н.А. Богословский родился 22 ноября (4 декабря) 1862 г. в с. Красное бывш. Гороховецкого уезда Владимирской губернии в семье священника. Закончив Нижегородскую духовную семинарию, он в 1883 г.

выдержал экзамены на аттестат зрелости в Казанской 3-ей гимназии и поступил на естественное отделение физико-математического факультета Казанского университета. Позднее профессор А.А. Альбицкий вспоминал: “Я знал Николая Андреевича еще во времена его студенчества, под моим непосредственным руководством, как лаборанта, он занимался в химической лаборатории количественным анализом и тогда он выделялся среди своих товарищей своими способностями и любовью к труду” (Альбицкий, 1914, с. 2). Учебу в университете, в связи с тяжелым материальным положением, Богословский совмещал с работой: он давал частные уроки и сотрудничал в газете “Волжский вестник”, где вел городскую и земскую хронику (Танфильев, 1914).

После окончания университета, в 1887–1894 гг., как служащий Нижегородского земства, Богословский под руководством геолога и почвоведов Н.М. Сибирцева и экономиста и статистика Н.Ф. Анненского проводил почвенно-геологические и почвенно-оценочные работы, и под влиянием Сибирцева увлекся геологией и палеонтологией. В это же время занимался метеорологическими наблюдениями и энтомологией, заведовал Нижегородским земским естественнонаучным музеем, причем на его долю “пришлась и большая часть работы по его организации” (Альбицкий, 1914, с. 1).

Летом 1891 г. Богословский был командирован Императорским Санкт-Петербургским минералогическим обществом в Тамбовскую и Пензенскую губернии для геологических исследований в бассейнах рек Вады и Выши (область 73-го листа 10-верстной карты Европейской России). В 1892–1893 гг. он работал в Рязанской губернии, где уделил особое внимание развитым там слоям с *Norplites rjasanensis*, стратиграфическое положение которых было еще не определено. Эти отложения он позднее предложил выделить в рязанский горизонт.

В 1894 г. Богословский сдал в Казанском университете экзамен на степень магистра минералогии и геогнозии, и в 1895 г. переехал в Санкт-Петербург, получив, как почвовед, приглашение от С.Н. Никитина участвовать в Экспедиции для исследования источни-

ков главнейших рек Европейской России. В Экспедиции он работал с 1895 по 1897 гг., изучая почвы в верховьях рр. Волга, Ока, Сызранка, Дон, Сейм.

В 1896 г. была опубликована монография Богословского “Рязанский горизонт”, в которой он подтвердил выводы Н.И. Криштафовича о залегании рязанского горизонта, или слоев с *Hoplites rjasanensis*, на зоне *podiger* верхнего волжского яруса (верхневолжский подъярус в современной схеме). Проанализировав фаунистический состав этих отложений, Богословский пришел к выводу, что “аммониты все без исключения являются формами, специально свойственными у нас в России только данному горизонту”, а остальная фауна представлена видами, широко встречающимися в нижележащих отложениях верхнего волжского яруса (Богословский, 1896, с. 117). Он сопоставил рязанский горизонт “с западноевропейской зоной *Hopl. boissieri*, лежащей в самом основании неокома на границе с титоном” (там же, с. 136).

Эту работу Богословский представил в Казанский университет как магистерскую диссертацию, “и в конце 1896 г., после защиты диссертации у А.А. Штукенберга, Н.А. получил степень магистра” (Федоровский, 1914, с. 160). В 1897 г. он был избран на должность геолога Геологического комитета. В 1897–1901 гг. Богословский продолжал геологические исследования в области 73-го листа Общей геологической карты России, проводил изыскания вдоль линий железных дорог на участках Павелец-Москва, Павелец-Савелово, Нижний Новгород-Тимирязево. В это же время он занимался обработкой аммонитов нижнего мела центра и севера Европейской России. Для завершения этой работы в 1901 г. Богословский был командирован Геологическим комитетом в Западную Европу для изучения нижнемеловых разрезов и коллекций ископаемых. Там он познакомился с оригиналами К.А. Циттеля и Ф. Пиктэ, тесно сотрудничал с проф. А. Кёненом, который не только предоставил ему для изучения свои коллекции, но и руководил геологическими экскурсиями, и как писал впоследствии Богословский “интерес которых увеличивался, кроме того, благодаря деятельному участию в них известного знатока мезозоя проф. Kilian'a” (Богословский, 1902, с. 88).

В 1902 г. Богословский опубликовал монографию, посвященную аммонитам из нижнего мела бассейнов рр. Ока, Печора и Северная Двина, изучив как собственные сборы, так и коллекции, переданные ему Ф.Н. Чернышевым.

Проанализировав таксономический состав аммонитов, он пришел к заключению, что фауна аммонитов бассейна Оки и Печоры “находит себе среди немецкого гильса ближайших аналогов, частью в виде форм тождественных, частью очень близких — в ярусе *Valanginien*” и “русские отложения”, содержащие такую фауну “отвечают средним и верхним частям” валанжина (Богословский, 1902, с. 90). Таким образом, Богос-

ловский доказал широкое развитие отложений этого возраста в центре и на севере Европейской России.

Здесь он затронул и дебатированные в западноевропейской литературе вопросы, касающиеся образа жизни аммонитов, связи мест их обитания и захоронения, а также значения начальных оборотов для филогении.

Предложенная Богословским в этой работе стратиграфическая схема сопоставления нижнемеловых отложений Центральной России и Западной Европы близка к современной. Отметим, что он отнес нижний волжский и верхний волжский ярусы (волжский ярус в современной схеме) к верхней юре, сопоставив их с титоном (портландом). В нижнемеловых отложениях Европейской России он выделил: рязанский горизонт, который коррелировал с берриасом; песчаники с *Olcostephanus stenomphalus* и пески, песчаники и глины с *Olcostephanus Keyserlingi* и *Olc. hoplitoides* — с валанжином; глины и песчаники с *Olcostephanus versicolor* и *Olc. Decheni* — с барремом и готеривом; глины с *Hoplites Deschaeyesi* — с аптом и пески с *Hoplites dentatus* — с альбом.

Он разошелся во взглядах на возраст волжских ярусов и рязанского горизонта с такими известными исследователями мезозоя Европейской России как С.Н. Никитин и А.П. Павлов. Так, Никитин сопоставлял рязанский горизонт с зоной *virgatus* нижнего волжского яруса, а слои с *Olcostephanus Keyserlingi* и *Olc. hoplitoides* коррелировал с зоной *podiger* верхнего волжского яруса, считая эти отложения нижним неокомом и предполагая их принадлежность к валанжину. Павлов относил волжские ярусы и нижнюю часть рязанского горизонта к верхней юре. Богословский, отстаивая берриасский возраст рязанского горизонта, писал: “Рязанский горизонт поставлен нами в параллель с берриасом. Хотя фауна этого горизонта обнаруживает связь не только с формами берриаса, но и с формами титона, однако отнесение горизонта к более верхней зоне из двух названных представляется нам более вероятным, так как появление в рязанских отложениях, среди пришлых с юга форм, таких видов, которые имеют ближайшие отношения к видам специально берриасовым, не могло произойти раньше, чем в местах их коренного местообитания — в экваториальной области, то есть раньше развития в этой области специально берриасового элемента фауны” (Богословский, 1902, с. 107).

Монографию “Материалы для изучения нижнемеловой аммонитовой фауны центральной и северной России” Богословский представил в Юрьевский (ныне Тартуский) университет как докторскую диссертацию, которую в 1903 г. защитил у Н.И. Андрусова. В следующем году он был избран приват-доцентом этого университета, но “прочтя там вступительные лекции, вскоре отказался от этого звания, продолжая работать в Геологическом комитете” (Федоровский, 1914, с. 160).

Последними геологическими работами, выполненными Богословским, были исследования оползня, произошедшего в Симбирске в сентябре 1902 г., проведенные совместно с С.Н. Никитиным, Л.И. Лутугиным и А.О. Михальским. Итог геологическому изучению 73-го листа он подвел в монографии “Общая геологическая карта России. Лист 73. Елатьма, Моршанск, Сапожок, Инсар” (1906).

В 1905 г. Богословский был избран ординарным профессором геологии Харьковского университета, где и проработал до конца жизни. С 1907 г. он являлся также профессором минералогии Харьковской ветеринарной академии. В университете Богословский быстро приобрел “известность талантливого лектора и руководителя занятий. Быстро сгруппировался около него кружок учащейся молодежи, посвятившей себя науке” (Альбицкий, 1914, с. 2). Много внимания Богословский уделял работе Геологического кабинета и комплектованию его библиотеки. Впоследствии его личная геологическая библиотека, “представляющая большую научную ценность, была передана Геологическому кабинету” (Федоровский, 1914, с. 161).

Последние годы жизни Богословский занимался почвоведением, изучал коры выветривания, заинтересовался меловыми аммонитами окрестностей Кисловодска, но видимо, преподавательская деятельность, а затем и ухудшавшееся здоровье, не позволяли вести

ему полноценную научную работу. В 1913 г. Богословский совершил со студентами экскурсию в Крым, и осенью того же года, согласно прошению, был уволен из Харьковского университета по состоянию здоровья. По совету врачей он уехал в Египет, где скончался 6 (19) февраля 1914 г. в Гелуане.

В честь Н.А. Богословского назван род раннемеловых аммонитов *Bogoslovskia* Sasonova, 1972; вид позднеюрских брахиопод *Praeacyclothyris bogoslovskii* Makridin, 1964.

### Список литературы

*Альбицкий А.А.* Н.А. Богословский (1862–1914). Харьков: тип. фирмы “Адольф Дарре”. 1914. 2 с.

*Богословский Н.А.* Рязанский горизонт (Фауна, стратиграфические отношения и вероятный возраст этого горизонта). СПб. 1896. 157 с.

*Богословский Н.А.* Материалы для изучения нижнемеловой аммонитовой фауны Центральной и Северной России // Тр. Геол. Ком. Нов. сер. 1902. Вып. 2. 161 с.

*Танфильев Г.* Памяти Николая Андреевича Богословского // Почвоведение. 1914. № 4. С. 93–98.

*Федоровский А.* Профессор Николай Андреевич Богословский. Некролог // Ежегодн. по геол. и минер. России. Т. 16. 1914. Вып. 5-6. С. 158–164.

## N.A. BOGOSLOVSKY AND HIS CONTRIBUTION TO AMMONOIDS AND BIOSTRATIGRAPHY CENTRAL RUSSIA OF THE LOWER CARBON INVESTIGATIONS (TO THE 150<sup>TH</sup> ANNIVERSARY)

I.A. Starodubtseva

Nikolai Bogoslovsky (1862 – 1914) had been a soil scientist and geology as well. He had established the Ryazan horizon and correlated it with the Berrias of the Western Europe. The biography of N.A. Bogoslovsky and the scientific significance of his activities are described.

## НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ КАРАКАШ (1862–1916) (К 150-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

И.А. Стародубцева

Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, Москва  
ira@sgm.ru



*Николай Иванович Каракаш*

*(фототека отдела истории геологии ГГМ РАН)*

Один из первых исследователей меловых отложений Крыма и Кавказа, Николай Иванович Каракаш родился 13(25) июня 1862 г. в Крыму, в Симферополе. Окончив Мелитопольское реальное училище, он в 1883 г. продолжил образование на естественном отделении физико-математического факультета Санкт-Петербургского университета, по окончании которого в 1887 г. был оставлен на кафедре геологии, а в 1889 г. назначен хранителем Геологического кабинета (Каракаш, 1905).

Научную работу Каракаш начал с изучения палеонтологии и стратиграфии меловых отложений Крыма, и этой теме посвящено большинство его публикаций. В марте 1888 г. на заседании Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей он впервые доложил результаты своих исследований. В сообщении “О нижнемеловых отложениях Крыма” он охарактеризовал разрезы окрестностей сел Биасала, Мангуш, Карагач

и привел список головоногих моллюсков, собранных в с. Биасала. В конце того же года Каракаш на заседании Общества сделал ещё одно сообщение, касающееся верхнего мела горы Ак-Кая в Крыму. В том же году по представлению А.А. Иностранцева, Б.К. Поленова и П.Н. Венюкова Н.И. Каракаш был принят в члены Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей и стал одним из наиболее деятельных его членов.

В 1889 г. статья Каракаша “Ueber einige Neokomablagerungen in der Krim”, в которой был приведён список 52 ископаемых, в основном аммонитов, была опубликована в издании Венской академии наук. Эта публикация стала предметом доклада профессора Ф. Тула (F. Toula) “на заседании математического и естественноисторического отделения Венской Академии наук 11 апреля 1889 г. Изложив содержание <...> статьи, проф. Тула попутно сравнил крымские неокомские отложения с балканскими” (Каракаш, 1907, с. 316). В 1890 г. Каракаш принял участие в работе VIII Съезда русских естествоиспытателей и врачей, проходившего в Санкт-Петербурге, где выступил с докладом “Фауна верхнемеловых отложений Крыма”. В 1891 г. Н.И. Каракаш выдержал экзамены на степень магистра минералогии и геогнозии.

В 1890–1891 гг. Каракаш совместно с С.И. Стрешевским и Ф.Ю. Левинсоном-Лессингом принимал участие в геологических исследованиях Главного Кавказского хребта, предпринятых под руководством А.А. Иностранцева для проектирования железной дороги через Архотский перевал. Он работал на северном склоне в бассейнах рек Асса, Сунжа и Камбилеевка, местности труднодоступной и не изученной в геологическом отношении. “Отсутствие колесных дорог в большей части этой местности, населенной ингушами, невозможность найти какие-либо удобства у этих еще достаточно диких горцев, наконец, не вполне безопасное путешествие среди них – вот, вероятно, причины, по которым эта интересная в геологическом отношении местность до сих пор не была исследована предшествующими геологами”, – писал Каракаш (1896а, с. 1). Он установил здесь развитие четвертичных, третичных, меловых и юрских отложений. Из меловых отложений им была собрана представительная коллекция ископаемых, в которой черви, иглокожие, брахиоподы, гастроподы были представлены небольшим количеством экземпляров, а самыми многочисленными

являлись двустворчатые моллюски. Но и головоногие присутствовали “довольно в большом количестве экземпляров, притом из всех ярусов меловой системы северного склона Кавказа. Преобладающими по количеству видов являются аммониты, тогда как наутилусы и белемниты представлены довольно бедно” (Каракаш, 1896б, с. 87). Результаты его исследований и описание ископаемых из меловых отложений были опубликованы отдельными главами в отчете А.А. Иностранцева “Через Кавказский хребет” (Каракаш, 1896а,б).

В 1895 г. Каракаш проводил исследования в окрестностях Кисловодска и по долинам рек Малка, Урух, Ардон, Кичмалка, что позволило ему уточнить стратиграфическую схему меловых отложений.

Объединив результаты исследований, проведенных в 1890–1891 гг. и 1895 г., Каракаш в 1897 г. подготовил и защитил магистерскую диссертацию “Меловые отложения северного склона Главного Кавказского хребта и их фауна”, и опубликовал ее в виде монографии (Каракаш, 1897).

С 1898 г. Каракаш как приват-доцент начал читать лекции по палеонтологии в Санкт-Петербургском университете, а с 1911 г. читал курс лекций по геологии. Как приглашенный специалист, в 1904 г. он читал лекции по палеонтологии в Горном институте. С 1906 г. Н.И. Каракаш преподавал также геологию на Санкт-Петербургских сельскохозяйственных курсах и в Психоневрологическом институте, а с 1913 г. в Женском педагогическом институте. “Особенно много времени и труда Н.И. отдал Сельскохозяйственным курсам, одним из основателей которых он был и где в 1907 г. был избран председателем Совета” (Леман, 1917, с. 104).

С 1898 по 1912 гг. Геологическим комитетом была организована 10-верстная геологическая съемка в Крыму. Как геолог-сотрудник Геолкома, Каракаш принимал деятельное участие в этой работе наряду с такими известными геологами, как К.К. Фохт и А.А. Борисяк. В результате проведенных работ им была собрана обширная коллекция раннемеловых ископаемых, которая послужила основой для разработки стратиграфической схемы нижнемеловых отложений Крыма.

В 1907 г. Каракаш защитил докторскую диссертацию и опубликовал по теме диссертации монографию “Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна”. Материалом для этой работы послужили коллекции, собранные им лично, а также хранящиеся в Геологическом музее Санкт-Петербургского университета, в Естественноисторическом музее Таврического земства в Симферополе (позднее – отдел природы Крымского республиканского музея), музее Горного института в Санкт-Петербурге, в Геологическом музее Академии наук, в Геологическом музее Императорского Московского университета (ныне в составе Государственного геологического музея им. В.И. Вернадского РАН). Каракаш “имел возможность сравнить крымские формы с оригиналами А. д’Орбиньи в Париже”, работал

с коллекциями меловых ископаемых в Университете Лозанны. Свою обширную коллекцию окаменелостей из нижнего мела Французских Альп предоставил ему для изучения Э. Реневье. Н.И. Каракаш много работал в палеонтологическом музее Баварской академии наук, где познакомился “с грандиозным материалом этого музея” и “пользовался советами знаменитого палеонтолога, незабвенного проф. К. фон Циттеля” (Каракаш, 1907, с. 2). В работе охарактеризованы цефалоподы, двустворчатые и брюхоногие моллюски, брахиоподы, морские ежи и морские лилии, кораллы, черви, рыбы и рептилии. Он привел описания разрезов нижнего мела, таблицы распространения ископаемых в нижнемеловых отложениях Крыма и Западной Европы. Каракаш разделит нижний мел Крыма на валанжинский, готеривский, барремский, аптский и альбский ярусы, детально охарактеризовав каждый из них, и в заключении сопоставил нижнемеловые отложения Крыма, Кавказа, Европейской России, Англии, Франции, Италии.

Помимо палеонтолого-стратиграфических исследований, Каракаш проводил изучение оползней на южном берегу Крыма, гидрогеологические изыскания в верховьях р. Салгир для решения вопросов водоснабжения Симферополя, определял условия залегания артезианских вод в окрестностях Феодосии, изучал железные руды в Калужской губернии, занимался геологическими изысканиями по линии Данково-Смоленской, Тифлисо-Карсской и 2-й Екатерининской железных дорог. В 1904–1906 гг. он был начальником геологической партии, проводившей изыскания по проектируемой железнодорожной линии Пермь–Екатеринбург–Курган.

Каракаш принимал участие в работе 7-й сессии Международного геологического конгресса (МГК), проходившей в Санкт-Петербурге в 1897 г. Он был членом Организационного комитета и проводил экскурсию для участников Сессии на Северном Кавказе по маршруту от Минеральных Вод до Кисловодска. В 1900 г. Каракаш был делегатом 8-й Сессии МГК в Париже.

Н.И. Каракаш скончался 23 ноября (6 декабря) 1916 г. в Санкт-Петербурге.

Именем Н.И. Каракаша названы вид раннемеловых двустворчатых моллюсков *Trigonia nodosa-karakaschi* Mordvilko, 1932; виды юрских и меловых брюхоногих моллюсков *Natica karakaschi* Pčelincev, 1931; *Nerinea karakaschi* Pčelincev, 1926; *Pleurotomaria karakaschi* Pčelincev, 1931; виды раннемеловых цефалопод *Acanthodiscus karakaschi* (Uhlig, 1901); *Cymatoceras karakaschi* Shimansky, 1975; *Protetragonites karakaschi* Druschits, 1956 и др.

### Список литературы

Каракаш (Николай Иванович) / Брокгауз Ф.А., Ефрон И.А. Энциклопедический словарь. Дополн. том IА. Гаагская конференция-Кочубей. СПб. 1905. С. 876–877.

*Каракаш Н.И.* Описание северного участка / В кн. Иностранцев А.А. Через Главный Кавказский хребет. Геологические исследования предполагаемого железнодорожного пути через Архотский перевал между Владикавказом и Тифлисом. СПб.: изд. Управл. казенных жел. дор., 1896а. С. 1–33.

*Каракаш Н.И.* Палеонтологическая часть / В кн.: Иностранцев А.А. Через Главный Кавказский хребет. Геологические

исследования предполагаемого железнодорожного пути через Архотский перевал между Владикавказом и Тифлисом. СПб.: изд. Управл. казенных жел. дор., 1896б. С. 84–176.

*Каракаш Н.И.* Меловые отложения северного склона Главного Кавказского хребта и их фауна. СПб.: тип. М.М. Стасюлевича. 1897. 205 с.

*Каракаш Н.И.* Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна. СПб.: тип. М. Меркушева. 1907. 482 с.

*Леман В. Н.И. Каракаш //* Ежегод. Русск. палеонт. об-ва. 1916. Т. 1. Петроград, 1917. С. 104.

## NIKOLAI IVANOVICH KARAKASCH (1862–1916) (150<sup>TH</sup> ANNIVERSARY)

I.A. Starodubtseva

The paper contains biographical information about geologist, stratigrapher and paleontologist N.I. Karakasch, whose 150th anniversary is in 2012. The paper contains a review of his scientific activity on the cephalopod investigations of the Lower Cretaceous of Crimea and Caucasus.

## ЭВОЛЮЦИЯ, ФИЛОГЕНЕЗ, ЭКОЛОГИЯ ЦЕФАЛОПОД

### ОБ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА НАРУЖНОРАКОВИННЫХ ЦЕФАЛОПОД

И.С. Барсков

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
barskov@hotmail.com

Онтогенетическое развитие современных цефалопод с наружной раковиной (два рода, около девяти видов наутилид) — прямое. Из крупных донных яиц выходит юная особь со свернутой в  $\frac{3}{4}$  оборота раковиной диаметром около 2 см с небольшим умбиликальным отверстием. Раковина состоит из фрагмокона (3–4 камеры), функционирующего, как и у взрослого животного, и жилой камеры. Наружная поверхность несет характерную сетчатую скульптуру, образовавшуюся в яйцевых оболочках.

Свойственные многим другим моллюскам личиночные стадии (трохофора, ранний и поздний велигер) у наутилид, как и у всех современных цефалопод, отсутствуют (или соответствующие им этапы онтогенеза проходят в яйцевых оболочках), и, как полагают, их не было и у предков этого класса моллюсков (Иванов, 1945; Шмидт, 1968).

Уже ранние исследователи отмечали, что среди ископаемых цефалопод с наружной раковиной имеется два типа строения начальных частей: 1. первая камера колпачковидная, не обособленная; 2. первая камера имеет полусферическую или яйцевидную форму (протоконх) и отделена от остальной части раковины пережимом.

Очевидные различия в морфологии, микро-скульптуре и микроструктуре между этими двумя типами начальных частей раковины привели к логичному предположению о том, что эти две группы различались типом эмбрионального и постэмбрионального онтогенеза. Беспротоконховое строение, характерное для современного наутилуса с прямым развитием, и у ископаемых форм, естественно, трактуется как свидетельство прямого развития. Протоконховое строение свидетельствует об ином, более сложном, онтогенезе, вероятно, о развитии с личиночной стадией. В.Н. Шиманский (1962) предложил для эмбриональных раковин наутилоидей (которые включали в то время и ортоцероидов с прямой раковиной) различного строения специальные названия: **наутелла** (прямая или слабо согнутая раковина с протоконхом): **наута** (без протоконха и со свернутой эмбриональной раковиной из нескольких камер, подобной наутилусу), **семинаута** (без протоконха с согнутой эмбриональной раковиной из

нескольких камер). Соответственно этому он выделил группы *Larvata* (для протоконховых форм) и *Alarvata*, среди которых для **науты** предполагалось прямое развитие, для **семинауты** развитие с «неполным метаморфозом». Отметим, что формы с протоконхом имели эмбриональную раковину почти в десять раз меньшую, чем беспротоконховые (Рис. 1).

Многочисленные исследования микроструктуры начальных частей аммонитов и наутилид подтвердили их кардинальные различия (Рис. 2). Наиболее важными отличиями являются следующие. У наутилид стенка первой камеры и первого оборота раковины, построенные в яйце, состояли из тех же трех слоев, что и взрослая раковина. Это означает, что образование раковины начиналось на такой стадии, когда у зародыша уже были сформированы все отделы мантии и сифона, функционирующие так же, как и у взрослого организма, включая тот отдел (средний отдел мантии), который ответственен за образование перламутрового слоя. Это подтверждается последними исследованиями раннего онтогенеза современного наутилуса (Sasaki et al., 2010).

У аммоноидей раковина начинала строиться значительно раньше: до того, как у зародыша сформировались отделы тела и функции мантии аналогичные таковым взрослого организма. Протоконх и первый оборот аммонителлы состоят из одного или двух слоев призматической микроструктуры. Перламутровый слой появляется только в конце первого оборота. Не исключено, что, по крайней мере, стенка протоконха первоначально могла быть органической, а ее минерализация является вторичной. Отсутствие на протоконхе и на первом обороте линий аккреционного роста свидетельствует о том, что раковина на этом этапе не могла быть образована дифференцированной мантией подобной мантии взрослого организма или позднего велигера, у которого уже имеется мантийный валик, а секретировалась, скорее всего, раковинной железой. То есть, раковина аммоноидей (аммонителла) как газово-жидкостный поплавок начинала формироваться в яйцевых оболочках значительно раньше, чем раковина науты или семинауты. По выходе из яйца она состояла из одной округлой камеры, протоконха, и жилой камеры в один оборот. Размер такой раковины составлял от 0,5 до 2

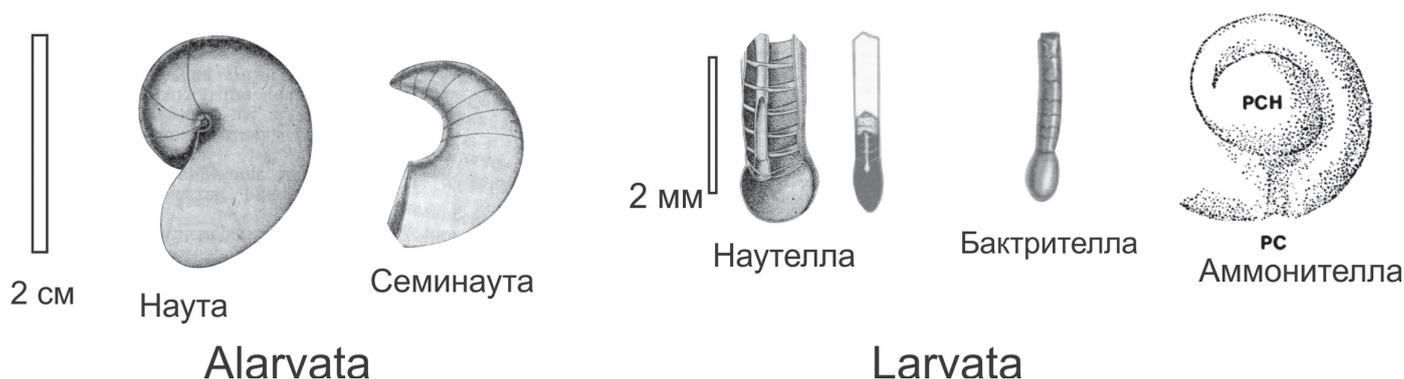
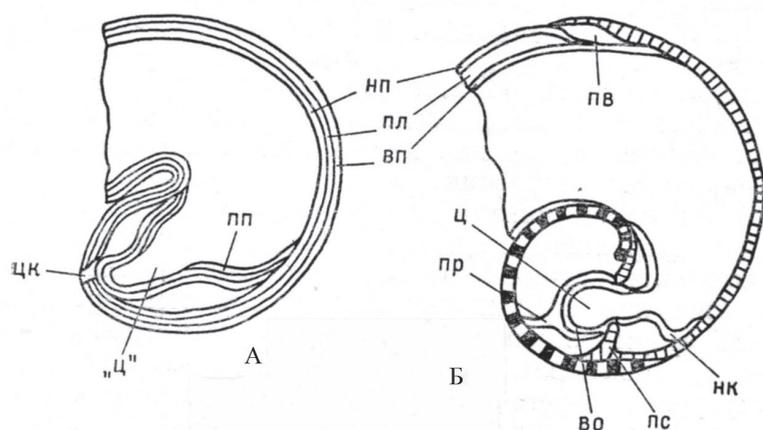


Рис. 1. Терминология эмбриональных раковин.



Обозначения  
 во - внутренняя оболочка цекума,  
 вп - внутренний призматич, нп - наружный  
 призмат. слой стенки, нк - накрусепта.  
 па - первичный валик, пл - перламутр.слой,  
 пр - просифон, пс - просепта, ц - цекум,  
 "цекум" наутилид, цк-цикатрикс

Рис. 2. Схема сопоставления микроструктуры слоев начальной части раковины наутилид (А) – прямое развитие и аммоноидей (Б) – личиночное развитие.

мм. Сифонный отдел был представлен цекумом и просифоном. Ясно, что такой сифон функционировал не так, как у взрослого животного с многочисленными камерами. Для перехода к взрослому строению требовался период перестройки в организации мягкого тела. С этим этапом онтогенеза неизбежно необходимо связать образование первичного валика и возникновение в его составе перламутрового слоя. Имеются разные предположения о том, какой была раковина животного после выклева из яйцевых оболочек. Можно рассматривать все три варианта: 1. раковина состояла только из одного протоконха, первый оборот строился после выклева; 2. раковина состояла из протоконха и первого оборота до первичного валика; 3. раковина состояла из протоконха и первого оборота, **включая** первичный валик. При рассмотрении последнего варианта, было высказано даже предположение, что образование первичного валика является эмбриональным приспособлением, помогавшим животному разрезать яйцевые оболочки и выбраться из них (Kulicki, 1974). В любом случае, из яйца выходило микроскопическое животное, которое

вело образ жизни принципиально отличный от жизни взрослого животного и постэмбриональных особей тех ископаемых групп, которые имели эмбриональное развитие, сходное с современным наутилусом.

Наиболее логичную концепцию хода раннего онтогенеза протоконховых цефалопод на примере древних аммоноидей предложил Х.К. Эрбен (Erben, 1964; Erben et al., 1969). Проводя параллели в строении начальных частей раковины аммоноидей с онтогенезом гастропод, он выделял стадию, на которой формировался протоконх, сопоставляя ее с протоконхом I гастропод (= ранний велигер), и стадию (первый оборот до первичного пережима), соответствующую гастроподовому протоконху II (= поздний велигер). Х. Ристедт (Ristedt, 1968; 1971) применил эту схему при изучении начальных частей прямых раковин протоконхом силурийских ортоцероидов (Рис. 3).

Более раннее построение раковины протоконхового строения пусть и с несовершенным гидростатическим аппаратом имело очевидный адаптивный смысл: уменьшить размер яиц, увеличивая их число и

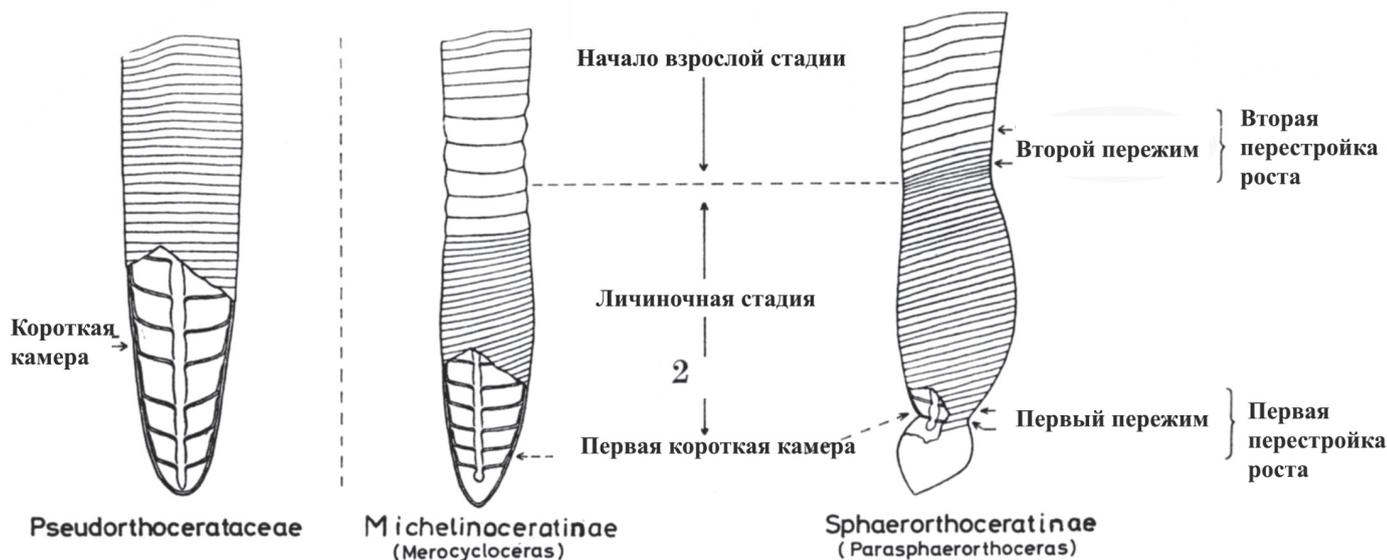


Рис. 3. Интерпретация раннего онтогенеза ортоцероидов по Ristedt, 1968.

уменьшая, таким образом, энергетические затраты на индивидуальный онтогенез. Часть жизненного цикла переходила в планктон (микроскопическое животное с шаровидным поплавком на спинной стороне просто не могло иметь иной образ жизни), что способствовало более широкому расселению. Более продолжительное индивидуальное развитие открывало возможности эволюционных преобразований на различных стадиях онтогенеза (анаболия, девиация, архаллаксис), что, несомненно, способствовало бурной эволюции и процветанию аммоноидей на протяжении длительного времени их существования. Однако не исключено, что длительный эмбриональный онтогенез и продолжительное существование микроскопических личинок в планктоне, в конечном итоге, могло стать и одной из причин их вымирания в конце мела.

Беспротоконховый тип достоверно известен у большинства общепринятых отрядов палеозойских цефалопод: *Electronocerida* (Cm-O<sup>1</sup>), *Ellesmerocerida* (Cm-O), *Endocerida* (O), *Actinocerida* (O<sup>1</sup>-C<sup>2</sup>), *Discosorida* (O<sup>2</sup>-D<sup>3</sup>), *Oncocerida* (O<sup>2</sup>-C<sup>1</sup>), *Tarphycerida* (O<sup>1</sup>-D<sup>3</sup>), *Ascocerida* (O<sup>2</sup>-S<sup>2</sup>), *Nautilida* (D<sup>1</sup>-ныне), *Pseudorthocerida* (O<sup>2</sup>-T), «Протоконховый» тип строения характерен для отрядов *Orthocerida*\* (O<sup>1</sup>-T), *Vactritida* (D<sup>1</sup>-T<sup>3</sup>), *Ammonoidea* (D<sup>1</sup>-K<sup>2</sup>).

\*Примечание: отряд *Orthocerida* здесь понимается в узком смысле и включает, только надсемейство *Orthocerataceae* по классификации американского «Третиза» и русских «Основ палеонтологии»). Надсемейство *Pseudorthocerataceae* этих классификаций было выделено (Барсков, 1965) в самостоятельный отряд *Pseudorthocerida*, принятый ныне многими исследователями. Одним из обоснований самостоятельности этого отряда, помимо присутствия у его представителей внутрисифонных отложений, является также присутствующий им беспротоконховый тип строения раковины.

Как можно видеть, беспротоконховый тип строения (прямое развитие) свойственен группам более древнего происхождения; протоконховый (развитие с личинкой) — поздним таксонам, которые филогенетически связаны между собой и позже — с внутреннераквинными.

Казалось бы логичным полагать, как это и постулировалось в сравнительной эмбриологии (Иванов, 1945; Шмидт, 1968), что цефалоподы уже изначально обладали прямым развитием, имея достаточно крупные донные яйца. Однако современные представления о возможных предках цефалопод среди моноплакофорных кембрийских моллюсков, некоторые прямые и не прямые данные позволяют рассмотреть и другие возможности происхождения цефалопод и изначального строения их эмбриональных раковин.

Если принять положение, что исходным для всего класса является беспротоконховое строение эмбриональной раковины (то есть прямое развитие), а протоконховый тип (личиночное развитие) был приобретен позже, то это будет свидетельствовать о том, что часть цефалопод в процессе эволюции перешла к вторично личиночному развитию. Эта схема была рассмотрена (Барсков, 1989), и для раковин протоконхового строения было предложено общее название **дейтероцерелла** (вторичная личинка-deuterolarva), а для разных подклассов, соответственно — свои названия: **аммонителла** для аммоноидей (Друщиц и др., 1969), **ортоцерелла** для ортоцератоидей (Барсков, 1989), **бактрителла** для бактритоидей (Догужаева, 2006). Наиболее древний раннеордовикский представитель с протоконховым типом строения описан З.Г. Балашовым (1957). У разных представителей каждого из этих подклассов детали строения эмбриональной раковины могут существенно варьировать (Рис. 4).



Рис. 4. Разнообразие формы, размера, и степени обособленности протоконха у разных видов и родов ортоцерид (по Risteln, 1986; Serpagli, Gnoli, 1977).

Но возможна и другая ситуация. Нет никаких оснований не предполагать, что не одна, не две и даже не три группы кембрийских моноплакофорных моллюсков могли приобрести в конце кембрия и начале ордовика (тем или иным способом) гидростатический аппарат — исходный первичный отличительный признак архетипа цефалопод (как мы его понимаем в настоящее время). Это позволяло оторваться от дна и перевести часть жизненного цикла в пелагиаль.

Косвенными доказательствами такой возможности являются предложенные в последние полвека классификационные схемы. В разных из них в пределах класса цефалопод выделяются от двух (Журавлева, 1972; Zeiss, 1969), до пяти (Mutvei, 1964; Старобогатов, 1983), шести (Sweet, 1964), семи (Teichert, 1967) и восьми (Шевырев, 2005) подклассов. Как показало время, наиболее приемлемой схемой, вошедшей в отечественные учебники, является схема К. Тейхерта 1969 года. Её мы принимаем для дальнейшего обсуждения в части цефалопод с наружной раковиной.

В настоящее время взаимные родственные отношения между подклассами являются относительно доказанными только для филогенетической линии: Orthoceratoidea — Vactritoidea — Ammonoidea, а среди многочисленных отрядов подкласса Nautiloidea только между Oncocerida и Nautilida.

Уже в кембрии существовало две группы цефалопод Plectronocerida и Ellesmerocerida, различающихся строением раковины. Ф.А. Журавлёва (1972) считает их основателями двух филогенетических линий, которым она придаёт ранг подклассов соответственно Nautiloda и Orthoceroda.

В состав первого из них входят отряды с беспротоконховым строением начальных частей раковины. То есть для этой ветви, куда принадлежит и современ-

ный наutilus, на протяжении более 500 млн лет было характерно прямое развитие.

Состав второго подкласса Журавлевой разнообразен. В него в ранге надотрядов включены эндоцератиты (рис. 5) и актиноцератиты (рис. 6). В других современных классификациях они рассматриваются как самостоятельные подклассы. Включение их в одну

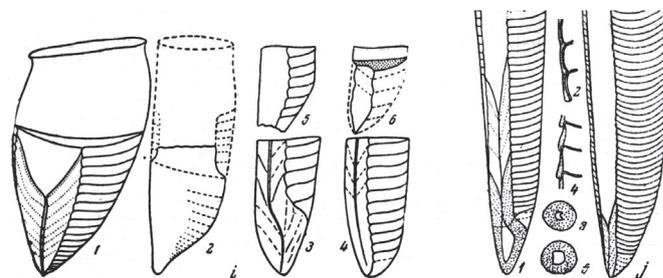


Рис. 5. Разнообразие формы начальных частей раковины ордовикских эндоцерид.

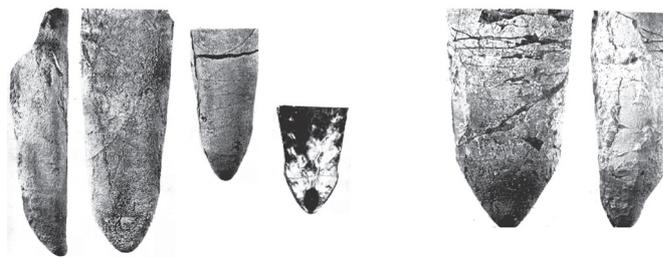


Рис. 6. Вариации в строении начальных частей раковины ордовикских актиноцерид.

филетическую линию с ортоцератитами, бактритами и аммоноидеями даже в качестве боковых ветвей обосновать практически невозможно. Если убрать актиноцератитов и эндоцератитов из подкласса Orthoceroda Журавлевой, то в нем останутся группы, связанные родством и присутствием протоконховой эмбриональной раковины (у первых двух групп начальные части раковины — беспрококховые).

Таким образом, уже с самого начала ордовика существовало, по крайней мере, четыре группы в ранге подклассов (Nautiloidea, Endoceratoidea, Actinoceratoidea, Orthoceratoidea), родство между которыми трудно или невозможно установить (рис. 5, 6, 7, 8). Все это наводит на мысль, что каждая из этих основных групп одновременно (в геологическом масштабе времени) и независимо приобрели газово-жидкостный поплавок — главный признак архетипа цефалопод. Таким образом, цефалоподовый тип строения становится не признаком таксона, какого-то бы ни было ранга, а **уровнем развития**, к которому подошли различные группы моноплакофорных моллюсков вблизи границы кембрия и ордовика. Этот эволюционный процесс по аналогии с распространенными представлениями о маммализации и артроподизации может быть назван — **цефалоподизацией**.

Что касается таксономического статуса, то в этой связи, нельзя не вспомнить о предложении Р. Флауэра и Б. Каммела более чем полувековой давности (Flower, Kummel, 1950), рассматривать цефалопод в качестве **подтипа моллюсков в составе трех классов: Nautiloidea, Ammonoidea, Coleoidea**, к которым, исходя из современного уровня знаний можно было бы добавить **Endoceratoidea, Actinoceratoidea, Orthoceratoidea, Bactritoidea**.

Статья подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

### Список литературы

*Барсков И.С.* Позднеордовикские и силурийские головоногие Казахстана и Средней Азии. Автореферат канд. дисс. М. Изд. МГУ. 1965. 25 с.

*Барсков И.С.* Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод // М. Изд. МГУ. 1989. 160 с.

*Догужаева Л.А.* Эмбриональные раковины головоногих в свете исследований В.Н. Шиманского (ПИН), Б.И. Богословского (ПИН), В.В. Друщица (МГУ) и современное состояние проблемы // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. М. Изд. ПИН РАН. 2006. С. 12—14.

*Друщиц В.В., Барсков М.С., Хиами Н.* Ультрамикроскопическая структура скелета двух позднеаптских аммонитов (*Zugcherella*, *Safeldiella*) // Бюлл. МОИП. Отд. Геол. 1969 Т. 44. N 2. С. 157, 158.

*Журавлева Ф.А.* Девонские наутилоидеи. Отряд Discosorida // Тр. Палеонтол. ин-та. 1972. Т. 134. 320 с.

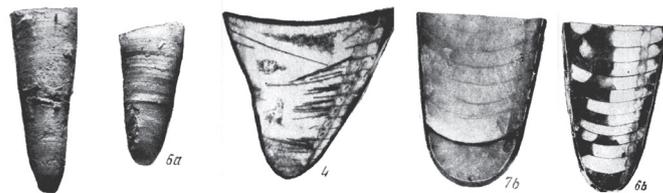


Рис. 7. Вариации в строении начальных частей раковины девонских онкоцерид (по Ф.А. Журавлевой, 1974).

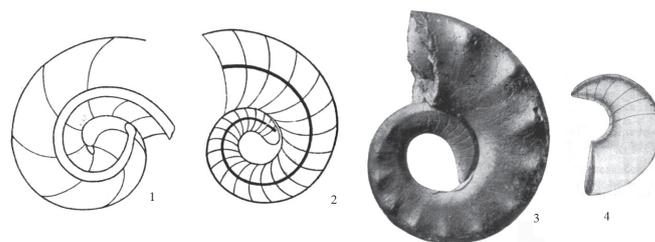


Рис. 8. Начальные части раковины тарфицерид (1,2) и наутилид (3,4).

*Иванов П.П.* Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. Л. 1945. 351 с.

*Старобогатов Я.И.* Система головоногих моллюсков// Систематика и экология головоногих моллюсков. Л. 1983. С. 4—7.

*Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и нерешенные проблемы. 1. Основные особенности и общая классификация головоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С.33—42.

*Шиманский В.Н.* Надотряд Nautiloidea. Общая часть// Основы палеонтологии. Моллюски. Головоногие I. М. 1962. С. 33—72.

*Шмидт Г.А.* Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М. 1968. 232 с.

*Flower R.H. Kummel B.A.* A classification of the Nautiloidea// J. Paleontol. 1950. Vol. 24. N 5. P. 604—616.

*Erben H.R.* Die Evolution der allesten Ammonoidea (Lieferung 1.)// Neues Jb. Geol., Palaeontol. Abhand. 1964. Bd 120. S. 107—212.

*Erben H.R., Flais G., Siehl A.* Die früh-ontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden// Paleontogr. A. 1969. Bd. 132. Fasc. 1—3. 54 S.

*Kulicki C.* Remarks on the emryogeny and postembional development of ammonites// Acta Paleontol. Polonica. 1974. Vol. 19. N 2. pp. 201—224.

*Mutvei H.* Remarks on the anatomy recent and fossil Cephalopoda// Stockholm Contrib. Geol/ 1964. V. 11. N 4. P.79—101.

*Ristedt H.* Zur revision der Orthoceratidae// Akad. Wiss. Literatur. Abhandl. Kl. math.-naturwiss. 1968. N 4. 287 S.

*Ristedt H.* Zum Bau Orthoceriden Cephalopoden // Palaeontographica. 1971. A. 137. N 4. S.155–195.

*Sasaki T., Shigeno S., Tanabe K.* Anatomy of living Nautilus: Reevaluation of primitiveness and comparison with Coleoidea // In Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. & Hirano, H. (eds.). Cephalopods – Present and Past. 2010. Tokai Univ. Press, Tokyo, p. 35–66.

*Serpagli E. & Gnoli M.* Upper Silurian Cephalopods from South-western Sardinia// Boll. Soc. Paleontologica Italiana. 1977.V. 16. N 2. P. 153–196

*Sweet W.C.* Cephalopoda-general feature. In Treatise on Invertebrate Paleontology. Part K. Mollusca 3. Univ. Kansas Press. 1964. P. K12.

*Teichert C.* Major feature of Cephalopod evolution // Essays in Paleontol. and Stratigr. Raymond C. Moore commemorative volum. Univ. Kansas Geol. Spec. Publ. 2. 1967. P. 162–210.

## EVOLUTION OF THE ONTOGENY OF ECTOCOCHLEAR CEPHALOPODS

I.S. Barskov

Analysis of the evolution of the ontogeny of various groups of extinct and extant cephalopods showed that the cephalopod body plan is not a character of a taxon of any rank, but rather a stage in the evolution of several groups of monoplacophoran mollusks achieved approximately at the Cambrian-Ordovician boundary. This evolutionary process may be called cephalopodization (similar to the widespread notions of mammalization and arthropodization).

## ЦЕФАЛОПОДЫ – ОСОБЕННОСТИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЭВОЛЮЦИИ

А.В. Попов

Санкт-Петербургский университет

Исследование такой крупной группы как головоногие необходимо осуществлять в рамках концепции эволюционных преобразований биосферы. Решение этой проблемы лежит на пути учета фундаментальных особенностей жизни. *Генеральное строение живого* определяется взаимосвязью двух принципиально различных структур. С одной стороны, жизнь представлена совокупностью особей организмов, между которыми существуют большая свобода разнообразных связей и возможность замещения. С другой стороны, каждая особь обладает строением (архетипом), для которого характерны жесткие связи компонентов, не допускающие их взаимозамены. Эволюция архетипа жестко ограничена процессом онтогенеза, функциональными связями компонентов и их пространственными отношениями (Попов, 2006, 2010).

Самый жесткий контроль за эволюционными изменениями накладывает генотип организма, в результате которого возникают только небольшие *элементарные эволюционные сдвиги*, являющиеся результатом популяционно-видовых отношений и отражающие мгновенное, случайное состояние обстановки геологического времени. Утверждение СТЭ, изучающей фактически эти элементарные эволюционные сдвиги, о том, что эволюция *не направлена и непредсказуема*, несостоятельно при распространении этого положения на огромную протяженность геологического времени, где действуют совершенно иные закономерности. Колоссальный палеонтологический материал – непосредственный свидетель эволюционного процесса в гигантском временном интервале – не используется СТЭ для исследования макроэволюции.

Эволюционные преобразования жесткой структуры организма (*архетипа*) *требуют длительного и направленного отбора*, длящегося миллионы лет (Попов, 2006, 2010). Архетип, дифференцированный на обособленные компоненты, не может под действием отбора меняться плавно, как аморфное вещество. Это является одной из главных причин неравномерности, цикличности эволюции. *Внешний скелет*, жестко ограничивающий внутреннее пространство организма, существенно затрудняет его эволюционное преобразование. Филогенетические группы, обладающие внешним скелетом, отличаются замедленным и дефектным развитием общего уровня организации. Головоногие, также обладающие раковиной, прошли *особый* путь

развития активных хищников, способных к быстрому перемещению в пространстве (Попов, 2006).

Основное направление эволюции, являющееся результатом *конкуренции и отбора*, выражается в генеральной тенденции к повышению активности вне зависимости от абиотической среды. Конкуренция и отбор, вызванные размножением, являются постоянно и непрерывно действующими факторами эволюции. Преимущество, полученное одной группой организмов, неизбежно побуждает другую конкурирующую группу организмов к ответному эволюционному преобразованию. В результате эволюционный процесс идет непрерывно и питает сам себя. Эволюционное самодвижение происходит в условиях как постоянства, так и изменений и колебаний внешней среды.

Имеется принципиальное несходство и в самом качестве эволюционных преобразований под воздействием биотических факторов, в отличие от абиотических. Влияние биотических факторов проявляется в развитии механизмов организма, связанных с ростом активности биосистем. Совершенствование таких приспособлений вызывает повышение уровня организации архетипа, что требует длительного, направленного давления отбора. Грандиозный прогресс живого от одноклеточных до человека нельзя объяснить воздействием грубых физико-химических условий (Попов, 2006, 2008).

Наиболее полно особенность эволюционного процесса биосферы проявляется в линии *доминантных групп*. В эволюции архетипов отражены главные этапы (суперэтапы) развития строения организма – от совершенствования *морфофункциональных* приспособлений в начале (*морфофункциональный суперэтап развития*) до появления и развития качественно нового уровня в виде *информационных приспособлений*, образующих мозг. Возникновение и совершенствование мозга и связанных с ним ЦНС и телерецепторов стали определять основные тенденции эволюции живого – *церебральный суперэтап развития* (Попов, 2010). Главное приспособление, от которого зависит активность организма, это совершенствование мозга и центральной нервной системы (ЦНС), не связанное с конкретной внешней средой. Именно мозг и ЦНС определяют высоту организации архетипа, что особенно характерно для доминантных групп, эволюционирующих по пути неограниченного прогресса. Появление доминантной группы с архетипом, обладающим потенциями для

занятия основных биосферных биотопов, вызывало *общебиосферную перестройку*, которая несколько отстает от ароморфоза группы. Эта перестройка бывает обусловлена процессом широкой адаптивной радиации доминантной группы, приводящей к замене, подавлению и вытеснению менее удачно эволюционирующих групп, из основных биотопов биосферы. Однако некоторые из них процветают и долго существуют (Попов, 2008).

История эволюции *палеогеновой биосферы* позволяет провести сравнительный анализ филогенеза далеких друг от друга групп как головоногие и млекопитающие и проследить общие тенденции их развития. В начале палеогена появились головоногие, полностью освободившиеся от раковины, что позволило им сделать рывок в интеллектуальном развитии. В раннем палеогене появились перешедшие в океан представители млекопитающих, которые заняли вершину пищевой пирамиды и стали грозными врагами головоногих. Несмотря на это, головоногие продолжали процветать как группа, идущая по церебральному пути развития. Появление *плацентарных* в конце мела повлекло за собой *общебиосферную перестройку*. Первые высокоорганизованные млекопитающие — *плацентарные* (Eutheria) — обладали значительными преимуществами над рептилиями: сильным развитием мозга, гомотермией, заботой о потомстве и т. д. Из *трех главных биотопов террабиосферы* — равнина, степь и горы — главные доминантные группы, копытные и хищные, захватили преимущественно равнины, что определило основное направление развития их локомоторного аппарата — приспособление к быстрому бегу. Эволюция в этом направлении, в конце концов, привела к узкой специализации копытных и хищников. Наибольшими потенциальными возможностями обладает *лесной биотоп*. От обитателей леса существование в трехмерном пространстве требует развития наиболее совершенного локомоторного аппарата, способного к тонко дифференцированным движениям, что ведет в свою очередь к соответствующему совершенствованию мозга. Именно из леса «вышли» приматы. Поучительный материал для понимания закономерностей эволюции дает исследование особенностей филогенеза моллюсков — *головоногих* (аммоноидей и колеоидей). Среди основной массы моллюсков, отличающихся крайней примитивностью, заметно выделяются *головоногие*, для которых характерны более прогрессивные направления развития и более высокий темп эволюции. Для головоногих типичны эволюционные преобразования, связанные с совершенствованием активного движения в пространстве и развитием головного мозга. Совершенствование этих двух групп приспособлений — активного движения и мозга, тесно связанных друг с другом, определяет направление прогрессивной эволюции. Однако наличие у цефалопод раковины существенно затрудняло их развитие. *Внутрираковинные* показывают иной, более

радикальный путь избавления от сковывающих влияний раковины. Появление первых внутрираковинных, представленных белемниитоидеями (*Belemnoidea*), относится к карбону. Значительно позднее в триасе появились *Teuthoidea*, а затем уже в юре — *Sepioidea*. Эти филогенетические группы на первых этапах развития существовали параллельно с аммоноидеями, которые мощно доминировали среди головоногих. Длительная и медленная редукция раковины не давала на этом этапе внутрираковинным каких-либо существенных преимуществ в конкурентной борьбе с аммоноидеями вплоть до конца мезозоя. Губительное воздействие на аммоноидей, оказали *теутоидеи* и особенно *восьмирукие*, которые заняли их биотическую нишу. Полностью избавившись от раковины, они достигли такого уровня развития нервной системы и мозга, что превосходили в этом отношении рыб и многих позвоночных. Осьминоги имеют уже довольно большой мозг, покрытый зачаточной корой из мельчайших серых клеток — диспетчерский пункт памяти. Осьминоги обладают способностью к выработке условных рефлексов, т. е. к запоминанию опыта. Они поддаются дрессировке. Подобно слонам и собакам, осьминоги различают геометрические фигуры. Осьминоги строят себе убежища из камней, отступая, прикрывают свой тыл плитой или держат ее перед собой, как щит.

**Заключение.** Таким образом, биосфера развивается как единая система, в которой главную структурообразующую роль играют доминантные группы, эволюционирующие по *церебральному* пути. Они оказывают все возрастающее угнетающее давление на филумы, отставшие в развитии, закрывая им путь к прогрессивной эволюции. Апогеем этого давления является сокрушающее воздействие ноосферы на все компоненты биосферы. В этом давлении на биосферном уровне проявляется естественный отбор, который является основой биосферных связей, как единой организованной системы.

Филогенез головоногих представляет собой яркое свидетельство того, что главная тенденция развития жизни — это стремление к совершенствованию мозга (интеллекта), как наиболее действенного оружия в борьбе и взаимодействии с себе подобными. Сочетание высокого развития интеллекта, зрения и наличие щупалец, обладающих возможностью тонких, гибких и разнообразных движений, позволяющих строить уже примитивные убежища, дает головоногим огромные преимущества перед другими обитателями аквасферы. Таких способностей лишены не только рыбы, но и перешедшие в аквасферу тетраподы, в том числе и млекопитающие, у которых конечности преобразовались в узко специализированные плавники, неспособные к широкой и разнообразной деятельности, подобно конечностям копытных. Описанные способности головоногих открыли им перспективу в процессе дальнейшего развития превращения в доминантную группу, далеко

опережающую по своим возможностям всех остальных обитателей океана. Напрашивается ясная параллель с приматами. Совершенно реальным перспективам эволюции головоногих может помешать только всесокрушающая деятельность ноосферы. История развития головоногих определенно показывает, что главное направление эволюции биосферы – тенденция к развитию интеллекта, которая хорошо обозначена даже в таких весьма удаленных друг от друга группах, как головоногие и приматы.

### Список литературы

- Попов А.В.* Эволюция как саморазвивающаяся система: СПб., 2006. – 152 с.
- Попов А.В.* Об отражении закономерностей эволюции в систематике // Вестник СПбГУ. Сер. 7, 2008, вып. 2. С. 42–49
- Попов А.В.* Особенности эволюции позднефанерозойского этапа биосферы // Вестник СПбГУ. Сер. 7, 2010, вып. 2. С. 59–70.

## CEPHALOPODS: FEATURES AND PROSPECTS OF THEIR EVOLUTION

A. V. Popov

The paper discusses the general problems of the evolution of the biosphere, and cephalopods as of part of the biosphere. The leading step in the evolution of the class Cephalopoda was the freeing of the body from the shell, and the development of their intelligence. These factors determined their transformation into a dominant group, with abilities beyond all other marine animals.

# ПЛАВНИКИ КОЛЕОИДЕЙ: ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ, СОВРЕМЕННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

В.А. Бизиков

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)  
Москва, 107140, Верхняя Красносельская, 17; bizikov@vniro.ru

Наличие мускулистых плавников является одним из диагностических признаков п/кл. Coleoidea. Среди современных внутрираковинных головоногих плавники вторично отсутствуют лишь у инцирратных осьминогов (отр. Incirrata), однако у предков этой группы (*Palaeoctopus*) они имелись. Несмотря на большое разнообразие формы и размера, плавники всех колеоидей имеют общий план строения и состоят из двух мышечных слоев, разделенных коллагеновой прослойкой. Основная функция плавников — локомоторная. Во время плавания по плавнику спереди назад пробегает ундуляционная волна, толкающая животное вперед. Плавание с помощью плавников, по сравнению с реактивным, менее скоростное, но более экономичное (Webber, O'Dor, 1985). При гидрореактивном плавании плавники могут служить рулями, стабилизирующими положение тела и меняющими направление движения.

В эволюции колеоидей плавники вероятно появились раньше мускульной мантии. У всех древнейших колеоидей отсутствовал сколь-либо выраженный проостракум, и жилая камера имела трубковидную форму. Следовательно, мантия, обволакивавшая раковину, еще не могла сокращаться для создания реактивной тяги, но уже могла формировать плавниковые складки. А. Нэф (Naef, 1921/1923) предположил, что плавники первоначально возникли как продольные складки мантии, обволакивавшей раковину. В местах контакта таких «протоплавников» с раковиной в их основании появился хрящ (Рис. 1А). Формирование хряща — характерная черта вторичных контактов мантии с наружной поверхностью раковины колеоидей (Бизиков, 2008). На следующем этапе формирования плавников могла появиться устойчивая складка раковинного мешка, располагавшаяся между раковиной и базальными хрящами плавников (Рис. 1В). Складка отделила от раковинного мешка боковые карманы, что позволило разделить эпителий, обеспечивавший скольжение плавников, от эпителия, секретировавшего раковину. В дальнейшем боковые эпителиальные карманы изолировались от раковинного мешка, и строение плавников приобрело современный вид (Рис. 1С). Наконец, у некоторых кальмаров мантия распространилась на дорсальную поверхность гладиуса, и крепление плав-

ников утерало контакт с гладиусом, сместившись на поверхность мантии (Рис. 1D).

Описанная гипотетическая схема формирования плавников колеоидей подтверждается данными онтогенеза современных форм. В ходе эмбрионального развития колеоидей плавники закладываются как лепестковидные складки мантии, расположенные вблизи ее заднего конца (Naef, 1928). Эпителиальные мешки под основаниями плавников появляются как ответвления раковинного мешка, которые затем отпочковываются. Основания плавников изначально всегда отдельные. Последнее обстоятельство указывает на то, что плавники со сросшимися основаниями вторичны по отношению к плавникам с отдельными основаниями. Единственный для всех Coleoidea план строения плавников является весомым доказательством того, что плавники появились на заре эволюции этой группы, до дифференциации современных филогенетических стволов.

подавляющее число современных колеоидей имеет два плавника, однако есть и исключения. Мальки *Vampyroteuthis* проходят стадию с двумя парами плавников (Pickford, 1949). Две пары плавников имеют глубоководные кальмары семейств Chiroteuthidae и Jobiniteuthidae (Рис. 2). В настоящее время трудно однозначно ответить на вопрос, гомологичны ли плавники второй пары кальмаров и вампиров.

Форма и размеры плавников современных колеоидей разнообразны и, как правило, специфичны для каждого рода (Несис, 1985). Для классификации разнообразия плавников могут быть использованы: форма, положение, способ прикрепления к телу (отдельные или сросшиеся основания), а также соотношение длины основания плавника к его наибольшей ширине (относительная длина плавника). Последняя характеристика показывает, сколько волн может поместиться на плавнике при работе. При относительной длине меньше 1 (от  $\frac{1}{4}$  до  $\frac{3}{4}$ ) плавники имеют весловидную или крыловидную форму (цирратные осьминоги, вампиры). Работая такими плавниками, животное словно летит под водой; за один взмах проходя расстояние, превышающее общую длину тела. При относительной длине плавника от 1 до 2 на нем умещается от  $\frac{1}{2}$  до одной полной волны. Таковы плавники большинства кальмаров. По-видимому, такое соотношение длины и

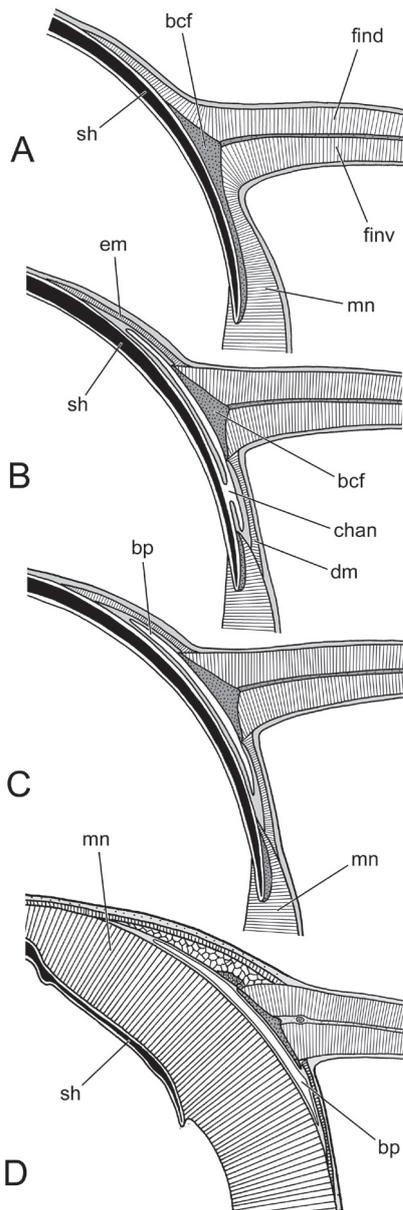


Рис. 1. Гипотетическая схема, иллюстрирующая основные этапы формирования плавников колеоидей (по Naef, 1921/1923; с изменениями). А. Образование мантийной складки на дорсо-латеральных сторонах раковины. В. Появление складки раковинного мешка под основаниями формирующихся плавников. Под основаниями плавников появляются базальные мешки, играющие роль поверхностей скольжения. Появляются мускулы-регуляторы, расположенные над и под плавниками. С. Базальные мешки в основании плавников отделяются от раковинного мешка и становятся замкнутыми. Д. Основания плавников и базальные мешки смещаются с раковины на внешнюю поверхность мантии. Условные обозначения: bcf, базальный хрящ плавников; find, дорсальный мышечный слой плавников; finv, вентральный мышечный слой плавников; mn, мантия; sh, раковина; dm, мускулы-депрессоры плавников; em, мускулы-элеваторы плавников; chan, канал, соединяющий базальные мешки плавников с раковинным мешком (у мальков *Sepia*).

ширины оптимально для многих жизненных форм, поскольку при нем достигается баланс между скоростными качествами и маневренностью плавников. Наконец, при относительной длине плавника свыше 2 на плавнике умещается более одной полной волны, и во время плавания волны пробегают по плавнику непрерывной чередой. Такие плавники имеются у каракатиц-сепиид и некоторых кальмаров. По сравнению с плавниками двух предыдущих типов, длинные узкие плавники – наименее скоростные, но наиболее маневренные. По свидетельству К.Н. Несиса (1982), каракатицы могут разворачиваться на одном месте, направляя волну на одном плавнике вперед, а на другом – назад. Используя вышеперечисленные критерии, современное многообразие плавников колеоидей можно классифицировать на следующие 6 групп (Рис. 3). **Весловидные и языковидные плавники** (Рис. 3А). Встречаются у вампиротейтиса и плавниковых осьминогов. Основания таких плавников всегда отдельные. По строению базального хряща, слабо дифференцированного от осевого хряща, плавники вампиров и цирратных осьминогов имеют наиболее примитивное строение среди современных колеоидей. **Почковидные и уховидные плавники** (Рис. 3 В,С). Встречаются у спироулы (отр. Spirulida), сепиолида (отр. Sepiolida), кальмаров семейств Pickfordioteuthidae, Australiteuthidae, Bathyteuthidae, Pyroteuthidae, Allurroteuthidae, Histiototeuthidae и некоторых Cranchiidae. Основания плавников всегда отдельные; плавники субтерминальные. **Ромбические и сердцевидные плавники** (Рис. 3D,Е). Наиболее распространенный и самый мускулистый тип плавников; встречается у нектонных, микронектонных и некто-бентосных кальмаров. Подразделяется на две группы: плавники с отдельными или сросшимися основаниями. К первой группе относятся шельфовые кальмары сем. Loliginidae; ко второй – океанические кальмары. Прослеживается отчетливый параллелизм между плавниками с отдельными и сросшимися основаниями, что обусловлено, по-видимому, конвергентной эволюцией различных семейств. **Округлые или эллиптические плавники** (Рис. 3F,Г). Плавники этого типа свойственны малоподвижным планктонным кальмарам сем. Chiroteuthidae, Joubiniteuthidae, Grimalditeuthidae и др. Опорой таким плавникам служит удлиненный задний отдел гладиуса, который иногда выступает позади плавников в виде длинного и тонкого хвоста. Плавники этого типа – наименее мускулистые, прозрачные. **Плавниковая кайма** (Рис. 3H). Плавники в форме каймы по бокам мантии встречаются у каракатиц-сепиид и кальмаров сем. Loliginidae, Ctenopterygidae и Neoteuthidae. Основания всегда отдельные. Плавники умеренно мускулистые. Лишь в сем. Ctenopterygidae мускульный слой редуцируется, и появляются мускульно-хрящевые лучи, внешне напоминающие лучи плавников рыб. Колеоидеи с плавниками в виде каймы всегда сочетают медленное плавниковое плавание с быстрым гидрореактивным. **Большекрылые**

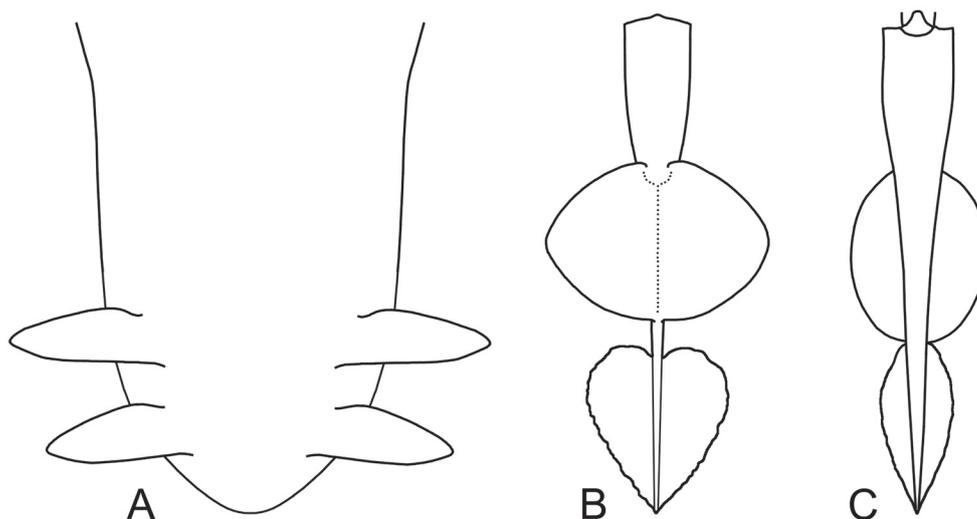


Рис. 2. Две пары плавников у современных Coleoidea. А. личинка вампира (*Vampyroteuthis infernalis*); вид с дорсальной стороны. В. Взрослая особь *Grimalditeuthis bonplandi* (Grimalditeuthidae); вид с дорсальной стороны. С. Взрослая особь *Asperoteuthis acanthoderma* (Chiroteuthidae); вид с вентральной стороны.

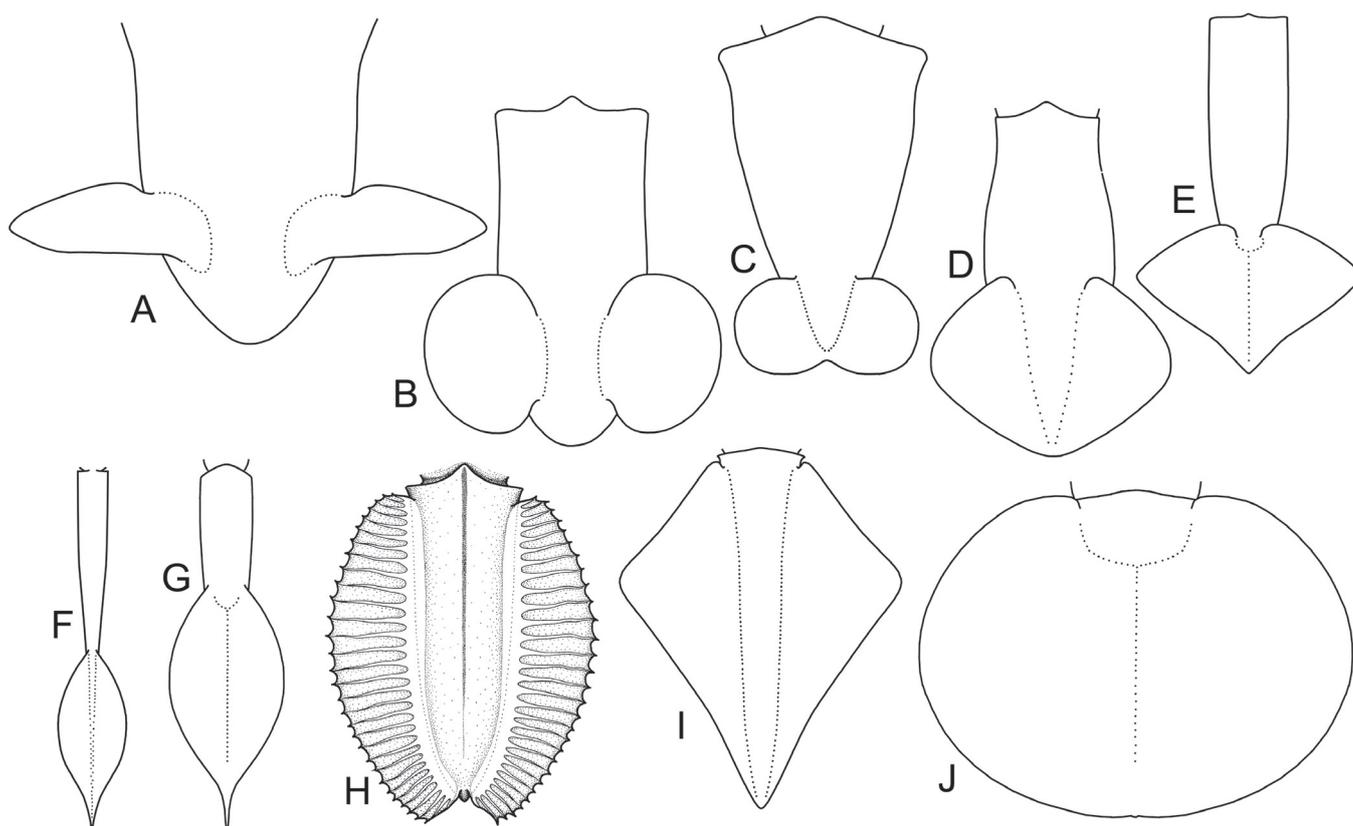


Рис. 3. Разнообразие строения плавников современных колеоидей. А. Весловидные плавники (*Vampyroteuthis*). В,С. Почковидные/уховидные плавники (В – *Pickfordioteuthis*; С – *Histiooteuthis*). D. Ромбические плавники с отдельными основаниями (*Lolliguncula*). E. Ромбические плавники со сросшимися основаниями (*Todarodes*). F. Эллиптические плавники с отдельными основаниями (*Galliteuthis*). G. Эллиптические плавники со сросшимися основаниями (*Mastigoteuthis*). H. Плавниковая кайма с отдельными основаниями (*Chtenopteryx*). I. Большешкрялые плавники с отдельными основаниями (*Thysanoteuthis*). J. Большешкрялые плавники со сросшимися основаниями (*Discoteuthis*).

**плавники** (Рис. 3I, J). Плавники разнообразной формы, занимающие свыше 90% длины мантии, с отдельными либо сросшимися основаниями. Отношение длины плавника к его ширине не превышает 3,3. Пелагические кальмары. В большинстве случаев такие плавники становятся основным органом движения; гидрореактивный аппарат играет вспомогательную роль, либо редуцируется.

Сравнительный анализ морфологии плавников наглядно иллюстрирует распространенность параллелизмов в их эволюции плавников у современных coleoидей. Виды головоногих со сходной экологией обычно имеют плавники сходной формы, однако далеко не всегда это дополняется сходством внутреннего строения. Можно сделать вывод, что форма и функциональные характеристики плавника обусловлены экологией вида, однако детали внутреннего строения плавника дают достаточно сравнительно-анатомического материала для выявления филогении и эволюции плавников различных систематических групп.

## Список литературы

- Бизиков В.А.* Эволюция раковины головоногих моллюсков. — М. Изд-во ВНИРО, 2008. 448 с.
- Несис К.Н.* Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. — М.: Легкая и пищевая промышленность. 1982. 360 с.
- Несис К.Н.* Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. — М.: Наука, 1985. 287 с.
- Naef, A.* Die Cephalopoden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Monograph № 35, 1921/1923. Bd.1, Berlin (Friedländer): p. 1–863; Bd. 2, Berlin (Friedländer): p. 1–357.
- Naef, A.* Die Cephalopoden (Embryologie). Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Monograph № 35, Pt.1 v.2, Berlin (Friedländer).1928. P. 1–460.
- Pickford G.E.* *Vampyroteuthis infernalis* Chun; An archaic Dibranchiate cephalopod, II: Natural History and distribution. 1949. Dana Report, 29: 1–40.
- Webber, D. M. and R. K. O'Dor.* Respiration and swimming performance of short-finned squid (*Illex illecebrosus*). NAFO Sci. Coun. Studies, 1985. 9: 133–138.

## FINS OF COLEOIDEA: ORIGIN, FUNCTIONAL MORPHOLOGY, AND RECENT DIVERSITY

V.A. Bizikov

Comparative analysis of the morphology of the fins of recent Coleoidea shows distinct parallelism during the evolutionary process. As a rule, cephalopod species of similar ecology have similar forms of fins, but similar fins do not necessarily have similar internal structure. While ecology determines the form and functionality of fins, their internal structure provides sufficient material for reconstructing phylogeny and evolution of fins in various coleoid taxa.

# О ДИСКРЕТНЫХ АДАПТИВНЫХ НОРМАХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ НА ПРИМЕРЕ ГИГАНТСКОГО КАЛЬМАРА-ДОЗИДИКУСА *DOSIDICUS GIGAS* (ОММАСТРЕPHИДАЕ) ВОСТОЧНОЙ ПАЦИФИКИ

Ч.М. Нигматуллин

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО),  
Калининград, Россия, squid@atlant.baltnet.ru

Основные принципы внутривидовой организации головоногих моллюсков изучены поверхностно. Для многих промысловых видов выявлены, в основном, экологические аспекты внутривидовой структуры (Boyle, Rodhouse, 2005). Внутривидовые группировки, различаются по сезонам размножения и соответственно прохождения разных стадий (обычно одногодичного) жизненного цикла, местообитанию, путям и протяженности онтогенетических миграций и размерам взрослых особей. При выделении экологических группировок обычно используется совокупность этих экологических признаков. Однако, как правило, статус выделяемых группировок и степень их репродуктивной обособленности не ясны. Значительно осложняет ситуацию ярко выраженная фенотипическая пластичность головоногих. По крайней мере, это относится к изученным в этом отношении обитателям экологически активных зон океана — шельфа и океанской эпи- и мезопелагиали.

Одной из возможных форм реализации фенотипической пластичности может быть формирование дискретных адаптивных норм (ДАН). Они представляют собой проявление адаптивных модификаций, возникающих в ответ на изменение контролирующих факторов среды по принципу «да — нет»: каждое изменение приспособлено к определенному воздействию среды и последующему ее варианту состояния. Каждой ДАН соответствует своя генетическая программа, альтернативно включающаяся пороговыми средовыми факторами. Классический пример ДАН — одиночная оседлая и стайная мигрантная формы саранчи. Этот феномен широко распространен среди растений и различных групп животных — от простейших до позвоночных (обзоры: Медников, 1987; Хлебович, 2009).

До настоящего времени ДАН у головоногих не описаны. В последнее время появились ключевые данные, которые позволяют это сделать для самого крупного и массового нектонного кальмара-дозидикуса *Dosidicus gigas* (КД). Это типичный нерито-океантический вид. Его ареал охватывает Восточную Пацифику от Калифорнии и изредка южной Аляски до юга Чили. Он населяет воды континентального склона, прилегающие части открытого океана и в меньшей степени

шельфа. Это один из ключевых видов экосистем тропических и субтропических вод Восточной Пацифики. Он доминирует среди нектонных животных: видовая мгновенная биомасса в зависимости от фазы динамики численности колеблется от 6–8 до 12–14 млн т. В северном и южном полушариях колебания численности происходят квазисинхронно и сопровождаются перестройкой размерной структуры населения КД. В годы высокой численности величина ежегодного вылова КД достигает до 500–800 тыс. т, в основном добываемого рыбаками Перу, Чили и Мексики. Вид представлен тремя экологическими группировками — мелкой (МГ, длина мантии взрослых самцов 13–26 см и самок 14–34 см), средне-размерной (СГ, 24–42 и 28–60 см) и крупной (КГ, 40–100 и 55–120 см, масса тела — до 30–60 кг). Кальмары МГ распространены в экваториальной зоне и с водами течений экваториального происхождения достигают до 10–15° с. и ю.ш. Кальмары СГ распространены практически по всему ареалу вида, за исключением самых крайних высокоширотных его частей. Две обособленные КГ населяют северное (7–42° и иногда до 60° с.ш.) и южное (5–54° ю.ш.) полушария. Кальмары этого вида моноцикличны, т.е. после участия в единственном нерестовом сезоне погибают. Несмотря на большие различия в размерах кальмаров трех группировок, по данным о количестве суточных колец роста на статолитах, считалось, что продолжительность их жизни не превышает одного года. Природа этих группировок была неясна. Были предложены альтернативные рабочие гипотезы — это или фенотипические формы, или же обособившиеся популяции вплоть до видов в стадии становления (обзор: Nigmatullin et al., 2001).

В последние годы появились новые данные, позволяющие уточнить параметры жизненного цикла группировок КД, и основные принципы его внутривидовой организации. При исследовании возраста КГ с использованием гладиуса было выявлено, что продолжительность ее жизненного цикла находится в пределах двух лет (Arkhipkin et al., 2010), в то время как у МГ и СГ — в пределах одного года (Nigmatullin et al., 2001). Особенно важны новые генетические данные (Sandoval-Castellanos et al., 2009; Staaf et al., 2010). Результаты этих исследований свидетельствуют о том, что группи-

ровки КД имеют фенотипическую природу в пределах единого генетического пула в каждом полушарии. При этом северное и южное полушария населяют свои обособленные суперпопуляции КД, и каждое из них включает представителей СГ и КГ (Stauf et al., 2010). В отношении кальмаров экваториальной МГ ситуация не совсем ясна. Возможно, что они представляют собой смесь представителей суперпопуляций северного и южного полушарий с противофазными жизненными циклами.

В районах от Калифорнийского залива до Коста-Риканского купола (8–11°с.ш.) в северном полушарии и у побережий Перу и северного Чили в южном полушарии совместно обитают представители СГ и КГ. Здесь наблюдаются чередование периодов с абсолютным доминированием численности СГ или КГ. Эти данные довольно фрагментарны. Они более полны для Юго-Восточной части Тихоокеанского — почти непрерывный ряд наблюдений был получен в 1979–2011 гг.

В этом районе выделены два типа ситуаций доминирования численности той или иной группировки. 1. **Доминирование КГ.** Кальмары широко распространены до южных пределов ареала (50–54°ю.ш.). Модальные размеры кальмаров — 40–90 см. Обилие КГ высокое, а СГ — от очень низкого до среднего уровня и всегда много ниже такового КГ. Эта ситуация была отмечена у побережья Чили в 1885, 1916, 1930, 1932, 1935–1936, 1991–1994 и 2001–2008 гг., а у побережья Перу и прилежащих открытых водах — в 1965–1966, 1992 и 2001–2011 гг. 2. **Доминирование СГ.** Кальмары распространены обычно не далее 30–40°ю.ш. Модальные размеры кальмаров — 15–40 см. Обилие СГ — от низкого до высокого, и всегда оно значительно выше такового КГ. Представители последней могут практически отсутствовать, или же их численность бывает очень низкой или низкой. Эта ситуация наблюдалась у побережья Перу и в прилежащих открытых водах в 1968, 1979–1989, 1991, 1993–2000 гг. (Nigmatullin et al., 2008). Смена доминирования СГ или КГ сопровождается обычно наибольшим ростом обилия КД в ситуации 1, и его снижением в ситуации 2. Наряду с долгопериодной вариабельностью (9–11 и более лет) смены доминирования группировок наблюдается короткопериодная изменчивость продолжительностью в 1–3 года (Nigmatullin et al., 2008).

Эти альтернативные периоды характеризуются ярко выраженными особенностями популяционно-экологических параметров КД (размерный и возрастной состав, продолжительность жизни, особенности распространения и количественного распределения, величины биомассы и др.), а также его качественной и количественной биогеоэкологической роли. В частности, взрослые кальмары СГ достигают уровня консументов III–IV порядков, в то время как взрослые кальмары КГ являются высшими хищниками — консументами IV–VI порядков. Наряду с различиями в составе жертв, различается у них и состав врагов, и соот-

ветственно место и роль в экосистеме. С экологической точки зрения, СГ и КГ — два экологических «вида» с ярко выраженной спецификой параметров жизненных циклов и биогеоэкологических связей. По существу две выделенные выше ситуации доминирования СГ или КГ, это и различные состояния экосистем Восточной Тихоокеанской со спецификой их структурных и функциональных аспектов (Nigmatullin et al., 2008).

Таким образом, совокупность экологических и генетических данных свидетельствуют, что, по крайней мере, СГ и КГ являются типичными ДАНами. По всей видимости, активация СГ или КГ онтогенетических программ происходит в течение ранних стадий жизни альтернативными средовыми факторами (главным образом, температура воды и уровень обеспеченности пищи). Формирование и реализация обеих фенотипических форм КД обусловлено двумя альтернативными диапазонами состояния среды. В результате эта «двуликкая» популяция с набором дискретных норм реакции оптимально адаптирована к контрастно и быстро меняющимся условиям среды Восточной Тихоокеанской со ее крайними вариантами состояний от явлений теплого Эль-Ниньо до холодного Ла-Нинья. При гипотетическом расхождении и обособлении этих форм, каждая из них периодически оказывалась бы в весьма неблагоприятных условиях и, в крайнем варианте, вплоть до полной элиминации.

Данный пример ДАН у КД, несомненно, не единственный среди головоногих, и при целенаправленном проведении комплекса экологических и генетических исследований, будут описаны новые примеры этого феномена. Следует подчеркнуть, что исследования феномена ДАН весьма важно как с теоретической (изучение принципов популяционной организации и адаптациогенеза), так и практической (выделения реальных единиц запаса популяционного ранга для регулирования промысла) точек зрения.

## Список литературы

- Медников Б.М. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48. С. 15–26.
- Хлебович В.В. Дискретные адаптивные нормы: механизмы и роль в эволюции // Труды Зоологического института РАН. 2009. Приложение 1. С. 219–231.
- Arkhipkin A.I., Shcherbich Z.N., Lohrmann K.B. Age estimation in jumbo squid *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae): more questions than answers? // Abstracts volume of the 5th International Symposium on Pacific Squids. La Paz: CIBNOR, Mexico. 2010. P. 34.
- Boyle P., Rodhouse P. Cephalopods. Ecology and fishery. Oxford: Blackwell Science Ltd. 2005. 452 p.
- Stauf D.J., Ruiz-Cooley R.I., Elliger C., Lebaric Z., Campos B., Markaida U., Gilly W.F. Ommastrephid squids *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Dosidicus gigas* in the eastern Pacific show convergent biogeographic breaks but contrasting population structures // Mar. Ecol. Prog. 2010. Ser. 418. P. 165–178.

*Nigmatullin Ch.M., Nesis K.N., Arkhipkin A.I.* A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) // Fish. Res. 2001. 54 (1). P. 9–19.

*Nigmatullin Ch.M., Yamashiro C., Arguelles J., Tafur R., Acuña E.* Two types of state and structure of the jumbo squid stock and its ecosystem role in the southeast Pacific: statement of a problem //

Proceedings of 4th International symposium on Pacific squids. Coquimbo: Universidad Catolica del Norte, Chile. 2008. P. 84–87.

*Sandoval-Castellanos E., Uribe-Alcocer M., Díaz-Jaimes P.* Lack of genetic differentiation among size groups of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) // Ciencias Marinas. 2009. 35(4). P. 419–428.

**DISCRETE ADAPTIVE NORMS OF CEPHALOPODS  
ON AN EXAMPLE OF GIANT SQUID DOSIDICUS GIGAS (OMMASTREPHIDAE)  
FROM THE EASTERN PACIFIC OCEAN**

**Ch.M. Nigmatullin**

A combination of ecological and genetic data suggests that, at least the medium-sized (MG) and big-sized (BG) groups are typical DANs (discrete adaptive norms). Apparently, the activation of MG and BG ontogenetic programs occurs during the early stages by alternative environmental factors. The formation and realization of phenotypic forms of *Dosidicus gigas* was determined by two alternative ranges of environmental states. As a result, this two-faced population with a set of discrete reaction norms is the best adapted to contrasting and rapidly changing environments of the eastern Pacific Ocean. As a result of the hypothetic divergence and separation of these taxa, each of them would have been in the unfavourable conditions and ultimately could be completely eliminated.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПРООСТРАКУМА БЕЛЕМНОИДЕЙ (CERHALOPODA: COLEOIDEA)

Л.А. Догужаева

Департамент Палеозоологии, Шведский музей естественной истории, Стокгольм, Швеция  
larisa.doguzhaeva@nrm.se

Исследование эволюции белемноидей сопряжено с изучением проостракума, одного из элементов раковины, указывающих на ее внутреннее положение. Проостракум — пластиновидное образование, расположенное на спинной стороне раковины кпереди от фрагмокона — был впервые обнаружен у юрских белемнитов и лег в основу представлений об утрате ими жилой камеры и развитии мускульной мантии поверх частично редуцированной раковины. Интерпретация проостракума как рудимента стенки жилой камеры, возникшего благодаря прогрессивному углублению и расширению вентральной выемки устьевого края жилой камеры псевдобакритов (Naef, 1922), представлялось, за счет своей простоты и логичности, решенной проблемой эволюции головоногих моллюсков. Отсутствие же палеонтологических данных, фиксирующих процесс редукции жилой камеры, предшествовавший появлению белемноидей, в опубликованных работах, как правило, опускалось из обсуждений. Новые сведения по морфологии и микроструктуре раковины ранних, каменноугольных, белемноидей, полученные за последние 10–15 лет, не подтвердили вышеизложенную гипотезу.

Для выяснения происхождения проостракума большое значение имеет строение приустьевых частей раковины раннекаменноугольного *Hematites*, одного из самых древних среди известных родов белемноидей. У этого рода последняя камера фрагмокона лишь в 1.5 раза превышает длину предпоследней камеры и устьевой край имеет дорсальный синус (Doguzhaeva *et al.*, 2002). Таким образом, строение раковины *Hematites* представляет прямое свидетельство того, что на ранних этапах эволюции колеоидей редукция жилой камеры не сопровождалась образованием проостракума. Строение раковины *Hematites* показывает также, что на ранних этапах эволюции белемноидей существовали формы, лишённые как жилой камеры, так и проостракума. Комбинация морфологических элементов раковины *Hematites*: роstra, короткой терминальной камеры фрагмокона и устьевого края раковины, лишённого дорсального выступа, проостракума, с позиций классических взглядов на возникновение последнего, не представлялась бы возможной. Другой известный раннекаменноугольный род белемноидей *Gordoniconus*, в отличие от *Hematites*, имеет длинную жилую камеру, слабо минерализованный роstr и короткий округлый

дорсальный выступ, получивший название проостракум-подобной структуры (Doguzhaeva *et al.*, 2010; Marples *et al.*, 2010). Схожее строение раковины наблюдается у позднекаменноугольных родов *Donovaniconus* (Doguzhaeva *et al.*, 2003) и *Saundersites* (Doguzhaeva *et al.*, 2007), отряд Donovaniconida. Длинная жилая камера в сочетании с коротким роstrом наблюдается и у позднекаменноугольного *Mutveiconites*, отряд Aulacocerida (см. Doguzhaeva *et al.*, 2010). Приведенные сведения о строении раковины пяти каменноугольных родов белемноидей демонстрируют мозаичную комбинацию бакритоидных и колеоидных элементов, возникавшую в результате асинхронно происходящих процессов сохранения некоторых из «старых» элементов в течение длительного времени после появления некоторых из «новых» элементов и появления «новых» элементов строения, как на ранних, так и на более поздних этапах развития. Эти наблюдения трактуются, как свидетельства каменноугольной радиации в эволюции колеоидей (Doguzhaeva *et al.*, 2010). Строение переднего отдела раковины белемнитов на пермском этапе их эволюции настоящее время не известно. Проостракум-подобная структура присутствует в раковине поздне триасового *Austroteuthis* (Jeletzky and Zapfe, 1967) и, вероятно, была развита у всех представителей отряда Aulacocerida.

Проостракум, который, в отличие от проостракум-подобной структуры, разделен на три продольные зоны и соизмерим с длиной фрагмокона, известен, начиная со среднего триаса, у представителей отряда Phragmoteuthida. У *Breviconoteuthis* (Rieber, 1970) и *Phragmoteuthis* (Mojsisovics, 1882) веерообразный проостракум имеет трехлопастной передний край с глубокими выемками между лопастями; каждая из трех продольных зон орнаментирована полого округлыми линиями роста. Иной тип проостракума, характеризующийся заостренно-округлым очертанием линий роста центральной зоны и продольной ребристостью боковых зон, наблюдается у поздне триасового рода *Lunzoteuthis* (Doguzhaeva *et al.*, 2006). Продольная ребристость боковых зон проостракума типа *Lunzoteuthis*, вероятно, благоприятствовала эффективному сочленению мантии и раковины, что могло привести к повышению мобильности и конкурентоспособности моллюска. Несмотря на морфологические различия, два типа проостракумов — *Phragmoteuthis*-тип и *Lunzoteuthis*-тип — имеют одинаковое микроструктурное строение: оба образо-

ваны двумя тонко ламинированными слоями, вероятно, с большим содержанием органического вещества (предположительно хитина) (Doguzhaeva *et al.*, 2006, 2007). Проостракум юрских и меловых белемнитов (отряд Belemnitida) имеет черты строения *Lunzoteuthis*-типа, а именно, в нем выделяются центральная зона с концентрическими линиями роста и боковые зоны с продольной ребристостью. Однако уже на стадии раннеюрских, синемюрских, белемнитов проостракум трансформирован в длинную структуру соизмеримую с длиной фрагмокона, его центральная зона расширена и удлинена, боковые сужены (Hölder, 1973). Наличие боковых зон с продольной ребристостью, указывает на возможную филогенетическую связь между триасовым родом *Lunzoteuthis* и раннеюрскими представителями отряда Belemnitida (Doguzhaeva, in press.), тогда как *Phragmoteuthis*, вероятно, представлял короткую слепую эволюционную ветвь, завершившую свое развитие в раннеюрское время. Микроструктура проостракума у немногих изученных родов юрских и меловых белемнитов аналогична таковой триасовых родов (см. выше). Частично обызвествленный, частично органической проостракум рода *Megateuthis* предоставил возможность наблюдать следы прикрепления мантии к его наружной поверхности, а также скульптуру на внутренней поверхности (Doguzhaeva *et al.*, 2002). У юрского *Belemnotheutis* проостракум образован двумя слабо обызвествленными слоями, четко прослеживаемыми в сечениях раковины между ростром и стенкой фрагмокона (Doguzhaeva *et al.*, 2006). У юрских белемнитов проостракум формировался на эмбриональных стадиях и вылупившиеся из яиц особи им обладали (Doguzhaeva *et al.*, 2003). На заключительных этапах эволюции белемноидей, завершившейся в конце мелового периода, в раковине возникает новый органический по составу элемент, получивший название «капсула» (Doguzhaeva and Bengtson, 2011). Капсула, замещавшая на поздних онтогенетических стадиях развития ростр, привела к существенному укорочению проостракума.

Таким образом, возникновение проостракума было связано не столько с редукцией жилой камеры, сколько с секрецией нового материала, отличавшегося от раковинного вещества стенки жилой камеры микроструктурой (Рис. 1) и частично органическим, вероятно, хитиновым, материалом. Становление проостракума происходило, в определенной степени, параллельно с утратой жилой камеры, но не ограничивалось этим процессом (см. Doguzhaeva *et al.*, 2002, 2003, 2006a, b, 2007, 2010).

### Список литературы

Doguzhaeva, L. A. and Bengtson, S. The capsule: an organic skeletal structure in the Late Cretaceous belemnite *Goniototeuthis* from North-West Germany. *Palaeontology*, 2011.

Doguzhaeva, L. A., Mutvei, H. and Donovan, D. T. Pro-ostracum, muscular mantle and conotheca in the Middle Jurassic belemnite *Megateuthis*. *Abh. Geol. Bund. Wien*, 57, 2002. 321–339.

Doguzhaeva, L. A., Mutvei, H., and Weitschat, W. The pro-ostracum and primordial rostrum at early ontogeny of Lower Jurassic belemnites from north-western Germany. *Berl. Paleobiol. Abh.* 2003. 3, 79–89.

Doguzhaeva, L. A., Donovan, D. T. and Mutvei, H. Ultrastructure of *Belemnotheutis* from Oxford Clay (Callovian), England, as a key for elucidating of the origin of the pro-ostracum. *Acta Univ. Carolinae, Geologica*. 2006a. 49, 95–105.

Doguzhaeva, L. A., Summesberger, H. and Mutvei, H. An unique Upper Triassic coleoid from the Austrian Alps reveals pro-ostracum and mandible ultrastructure. *Acta Univ. Carolinae, Geologic*. 2006b. 49, 69–82.

Doguzhaeva, L. A., Summesberger, H., Mutvei, H. and Brandstaetter, F. The mantle, ink sac, ink, arm hooks and soft body debris associated with the shells in Late Triassic coleoid cephalopod *Phragmoteuthis* from the Austrian Alps. *Palaeoworld*. 2007. 16, 272–284.

Hölder, H. Ein belemnitisches Proostracum aus dem Unteren Lias. *Münstersche Forschungen zur Geol. und Paläontol.* 1973. 29, 63–72.

Mapes, R.H., Weller, E.A. and Doguzhaeva, L.A. Early Carboniferous (Late Namurian) coleoid cephalopods showing a tentacle with arm hooks and an ink sac from Montana, USA. 155-170. *In: Tanabe, K. et al. (eds) Cephalopods – Present and Past*. 2010. Tokai Univ. Press.

Mojsisovics, E. von. Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. III. Dibranchiata. *Abh. k.-k. Geol. Reichs.* 1882. 10, 295–307.

Jeletzky, J. A. and Zapfe, H. Coleoid and orthoceroid cephalopods of the Rhaetian Zlambach Marl from the Fischerwiese near Aussee, Styria (Austria). *Ann. Naturh. Mus. Wien*. 1967. 71, 69–106.

Naef, A. Die fossilen Tintenfische. *Gustav Fischer, Jena*. 1922. 322 pp.

Rieber, H. *Breviconoteuthis breviconus* (Reis), ein Phragmoteuthide aus der Mittleren Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). *N. J. Geol. Paläontol., Monatshefte*, 1974 (7): 415–421.

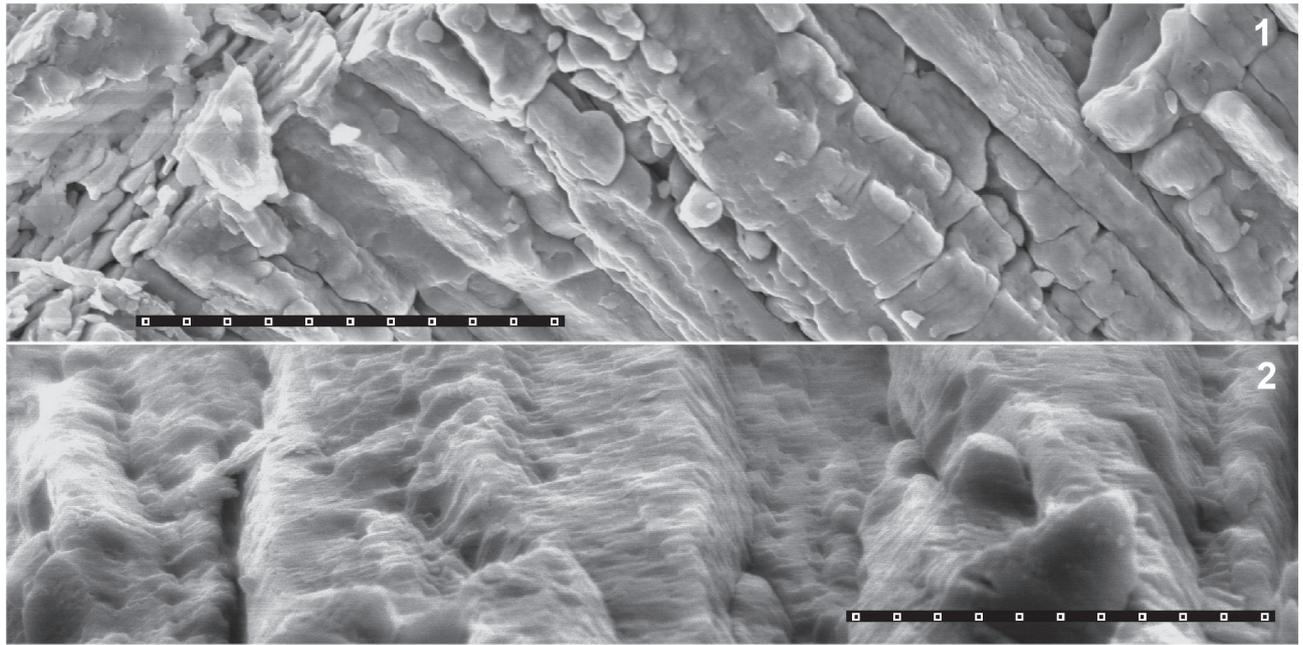


Рис. 1. *Lunzoteuthis schindelbergensis* Doguzhaeva, Summesberger et Mutvei, экз. NHMW 2005z0005/0001, Музей естественной истории Вены; верхний триас, карний; Австрия. Микроструктура внутреннего слоя проостракума, демонстрирующая тонкую микрослоистость вертикальных «колонн»; масштаб: 1 – 15  $\mu\text{m}$ , 2 – 6  $\mu\text{m}$ .

## THE ORIGIN AND EVOLUTION OF PROOSTRACUM OF BELEMNOIDS (CEPHALOPODA: COLEOIDEA)

L. A. Doguzhaeva

The proostracum of belemnoids resulted not so much from the reduction of the body chamber, but largely from the secretion of new material different from the shell matrix of the body chamber wall in microstructure and partly organic, apparently, chitinous, material. The early evolution of the proostracum was to some extent parallel to the loss of the body chamber, and was not limited to this process.

# EVOLUTION AND PALAEOBIOGEOGRAPHY OF EARLY BELEMNITELLIDS (CEPHALOPODA, COLEOIDEA)

Martin Košťák

Institute of Geology and Palaeontology, Faculty of Science, Charles University in Prague,  
Albertov 6, Prague 2, 128 43, Czech republic. kostak@natur.cuni.cz

Belemnitellids (Belemnitellidae Pavlow, 1914) occurred in the early Cenomanian in the Russian Platform. Their evolution – i. e. major morphological changes in the taxa are explained by the gradual calcification of the anterior (adoral) part of the rostrum and the deepening of the pseudoalveolus.

The origin of the earliest representatives of the *Belemnitella* stock, i.e. the genus *Goniocamax* has been explained by gradual calcification of the pseudoalveolus in a species derived from the genus *Praeactinocamax*. However, a relative long ventral fissure connecting the pseudoalveolus and the external part of the rostrum existed already in *G. (P.) intermedius*.

Subgenus *Progoniocamax* represents the transition between the genera *Praeactinocamax* and *Goniocamax* (Košťák, 2012). This evolution occurred in the Central Russian Subprovince. Consequently, the radiation within the belemnitellids initiated on the Russian Platform during the Cenomanian – Coniacian. The *Goniocamax-Belemnitella* stock originated during the Late Turonian as a descendant of the *G. (P.) intermedius/surensis*-group. The Late Cretaceous belemnite family Belemnitellidae is confirmed to be monophyletic, except for *Actinocamax*, which origin still remains enigmatic. Species in *Progoniocamax* are considered to be the direct ancestors to the *Goniocamax – Belemnitella* stock (Fig. 1). Species of *Progoniocamax* are most probably derived from the Early to Middle Turonian species *P. triangulus*.

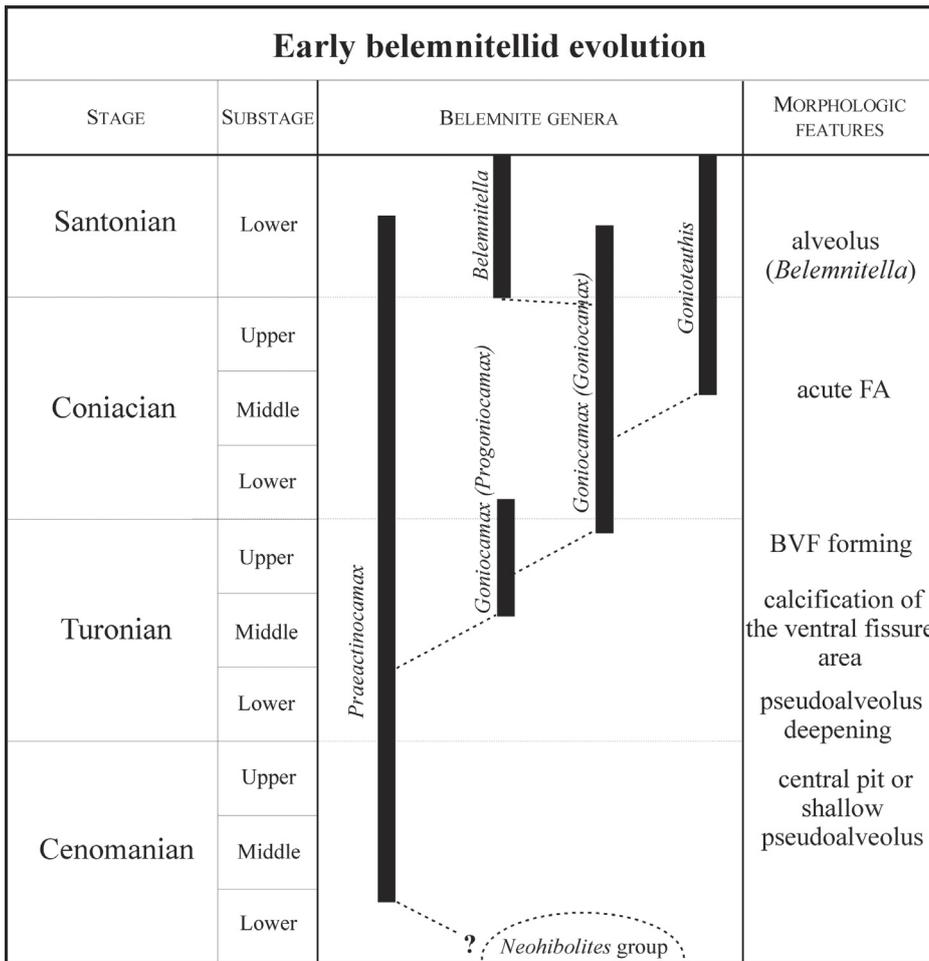
The genus *Praeactinocamax*, the first representatives of the Late Cretaceous Belemnitellidae, appeared for the first time in the early but not earliest Cenomanian *Mantelliceras mantelli* ammonite Zone in the Central Russian Subprovince (Christensen 1997) and continued into the Middle Cenomanian *Acanthoceras rhotomagense* ammonite Zone (Naidin 1964; Košťák 2004). From there, it spread towards the west (Europe), but migration occurred mainly as short-term incursion events as a result of regression (connected shallow seas) and the initial transgression (Mitchell 2005, Wilmsen et al. 2007). Apart from the Russian Platform and the Russian Arctic area (Barskov et al, 1997, Košťák et Wiese, 2008), there are Turonian records of *Praeactinocamax* from Europe (Christensen 1982, Košťák et Wiese, 2011) and the US Western Interior Seaway (Christensen 1997, Košťák et Wiese, 2008).

The radiation centre of belemnitellid evolution is conventionally considered to have been located on the

Russian Platform, but no evidence of Cenomanian to Santonian marine connection with the Arctic region has been proven so far by palaeobiogeographic similarities. Only during Maastrichtian times was the Turgai channel opened, connecting both areas and enabling faunal migration (Zakharov et al. 2002). The occurrence of late Cenomanian to early Turonian representatives of *Praeactinocamax* both on the Russian Platform and in the Russian Arctic region, however, clearly demonstrates the existence of a previously unknown fully marine seaway between them. The possibility of such a seaway was questioned earlier by Zakharov et al. (2002), who mentioned a possible connection located in the northern Ural region based on similar inoceramid faunas from the upper Cenomanian to lower Campanian in the Russian Platform, Northwest Europe and the Arctic area.

## References

- Barskov, I. S., Kiyashko, S., I., Dauphin, Y. and Denis, A. Microstructures des zones calcitiques et aragonitiques des rostres de *Goniocamax* (Cephalopoda, Belemnitida), du Turonien de Sibérie du Nord. *Geodiversitas*. 1997. 19: 669–680.
- Christensen, W. K. Late Turonian–early Coniacian belemnites from western and central Europe. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*. 1982. 31, 63–79.
- Christensen, W. K. Palaeobiogeography and migration in the Late Cretaceous belemnite family Belemnitellidae. *Acta Palaeontologica Polonica*. 1997.42: 457–495.
- Košťák, M. Cenomanian through the lowermost Coniacian Belemnitellidae Pavlow (Belemnitida, Coleoidea) of the East European Province. *Geolines*. 2004.18: 59–109.
- Košťák, M., & Wiese, F. Lower Turonian record of belemnite *Praeactinocamax* from NW Siberia and its palaeogeographic significance. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2008. 53 (4): 669–678.
- Košťák, M., & Wiese, F. Extremely rare Turonian belemnites from the Bohemian Cretaceous Basin and their palaeogeographical importance. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2011.56 (2): 433–437.
- Košťák, M. On the Turonian origin of the *Goniocamax-Belemnitella* stock (Cephalopoda, Coleoidea). *Géobios*. 2012 (in press):
- Mitchell, S. F. Eight belemnite biohorizons in the Cenomanian of northwest Europe and their importance. *Geological Journal*. 2005.40: 363–382.



*Naidin, D. P.* Upper Cretaceous belemnites from the Russian Platform and adjacent areas. *Actinocamax, Gonioteuthis, Belemnelloamax*. Izdatelstvo Moskovskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Moscow. 1964.: 1–190 pp. [in Russian].

*Wilmsen, M, Niebuhr, B., Wood, C. J. and Zawischa, D.* Fauna and palaeoecology of the Middle Cenomanian *Praeactinocamax primus* Event at the type locality, Wunstorf quarry, northern Germany. *Cretaceous Research*. 2007. 28: 428–460.

*Zakharov, V.A., Shurygin, B.N., Kurushin, N.I., Meledina, S.V. and Nikitenko, B.L.* A Mesozoic Ocean in the Arctic: Paleontological evidence. *Russian Geology and Geophysics*. 2002. 43 (1–2): 143–170.

Fig. 1. The phylogeny of *Praeactinocamax* – *Belemnitella* lineage in relation to occurrence of major morphological features (FA – fissure angle, BVF – bottom of ventral fissure).

# ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ БАЙОССКИХ И БАТСКИХ СООБЩЕСТВ АММОНИТОВ (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ, РУССКАЯ ПЛАТФОРМА, ГРЕНЛАНДИЯ)

И.С. Барсков<sup>1,2</sup>, И.А. Садыхова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,

<sup>2</sup>Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН

## Введение

Под экологической структурой сообщества понимается соотношение жизненных форм в таксоцено определенной группы организмов, населяющих определенную территорию в течение некоторого временного интервала. Практически одной и той же жизненной форме в той или иной степени соответствуют сходные морфотипы в систематически неблизких таксонах. Относительно цефалопод с наружной раковиной наиболее удачным подходом к выделению морфотипов признана методика Д. Раупа (Raup, 1967). Принципиальные различия в форме раковины аммоноидей (различные морфотипы) могут трактоваться как приспособления к обитанию в разных адаптивных зонах моря (Барсков, 1989). Этот подход позволяет получить нетривиальные данные об изменениях экологической специализации отдельных таксонов и сообщества в целом на разных этапах эволюции, а в региональном аспекте о соотношении адаптивных зон в конкретных бассейнах (Barskov et al., 2008).

В этой работе излагаются предварительные результаты применения данного метода к изучению сообществ юрских аммонитов в интервале позднего байоса и раннего бата в разных бассейнах.

Выполнение этой работы было бы невозможно без использования литературного материала, предоставленного нам доктором геолого-минералогических наук В.В. Митта, без программного обеспечения, разработанного в рамках Научно-образовательного центра ПИН РАН аспирантом Э.А. Мычко и кандидатом наук М.С. Бойко, без активного стимулирования этих исследований заведующей лабораторией моллюсков ПИН РАН профессором Т.Б. Леоновой. Всем этим персонам — наша искренняя благодарность.

## Материал и методы

Материалом для данной работы послужили следующие источники: по Северному Кавказу (Безносов, Митта, 1998), для Русской платформы публикации В.В. Митта (2004, 2009), Митта и др. (2002, 2004) для Гренландии (Spath, 1932; Callomon, 1993). Для анализа использовалась методика характеристики формы раковины Д. Раупа (Raup, 1967; Барсков, 1989 и др.) по двум

параметрам:  $W$  — скорость расширения оборотов и  $D$  — степень объемлемости (инволютности) оборотов. Расчет параметров и построение графиков осуществлялся частично вручную, а так же с помощью указанной выше специальной программы, позволяющей в автоматическом режиме проводить замеры и строить графики. Всего было обработано по байосу: с Северного Кавказа около 50 изображений, из Центральной России — 10; по бату: Северный Кавказ — 5, Центральная Россия — 15, Гренландия — 45.

## Результаты и обсуждение

Достаточно хорошо известно, что в таксономическом плане сообщества аммонитов Северного Кавказа (Тетис), Центральной России (Бореал) и Гренландии (Арктика) кардинально различаются. Некоторое их смешение в бассейнах Русской платформы было установлено в последние годы (Митта, 2004, 2009; Митта и др. 2004). Это позволило проследить определенное стратиграфическое соответствие между ними и составить новую схему зональной корреляции тетической и бореальной стратиграфических шкал (Митта, 2009).

Особенностью применяемого подхода в данном случае является анализ морфологии раковин всего сообщества, независимо от его таксономического состава. Это позволяет выяснить, какие преимущественно адаптивные зоны и ниши, занимало сообщество аммонитов в определенное время в разных одновременно существовавших бассейнах.

Наиболее представительный позднебайосский комплекс выявлен в северокавказском регионе (Безносов, Митта, 1998). Здесь охарактеризована морфология раковины сообщества аммонитов из трех последовательных зон позднего бата: *niortense* — 35 экз., *garantiana* — 7, *parkinsoni* — 10 (рис.1). Общая область распределения морфологии раковины в этом сообществе ограничена по параметру  $D$  значениями от 0,3 до 0,6, т.е. представлены морфотипы от медленно расширяющихся эволютных до умеренно расширяющихся полуинволютных. Первые занимают область с параметрами  $D$  0,4–0,6,  $W$  1,2–1,5 и согласно представлениям, изложенным в работе (Barskov et al., 2008), рассматриваются как планктонная, вторые - с параметрами  $D$  0,45–0,3,

W 1,55–2,25 – как нектобентосная жизненные формы. Это типичное пелагическое сообщество, причём распределение по всей области – равномерное, что может свидетельствовать о том, что аммоноидеи освоили практически все ниши в этой адаптивной зоне. В последовательности зон, несмотря на существенное сокращение таксономического разнообразия, свидетельствующего об общем ухудшении внешних условий (скорее всего связанных с климатическими изменениями), не отмечается различий в изменении преимущественной морфологии раковин. Экологическая структура сохранялась.

Инволютные формы как быстро, так и медленно, расширяющиеся, в байосском сообществе Северного Кавказа полностью отсутствуют. Это может означать, что придонная (бентопелагическая) и эпипланктонная адаптивные зоны не были в этом бассейне освоены аммонитами.

Сообщество байосских аммонитов в бассейнах Центральной России значительно беднее по таксономическому составу (рис. 2), и общий морфологический состав меняется. Не представлены крайне эволютные формы с параметрами D более 0,5. В экологическом плане это означает отсутствие планктонных представителей. Вместе с тем, появились более инволютные и более быстро расширяющиеся представители с параметрами D менее 0,3, W от 1,5 до более 2,0, которых не было в северокавказском сообществе. Скорее всего, такое изменение в составе сообщества в бассейнах Центральной России связано с освоением аммонитами более мелководных и придонных сообществ и сокращением местообитаний в планктонной зоне. Этот вывод достаточно тривиален, так как и по геологическим данным платформенные бассейны Русской платформы отличались от Тетиса большим мелководьем и сокращением открытых морских пространств.

Рассмотрим сообщества батского времени. В Северокавказском бассейне происходило дальнейшее сокращение таксономического разнообразия сообщества аммонитов, связанное, несомненно, с регрессией. В экологическом плане из разнообразных форм, характерных для байоса, остались только максимально пелагиизированные представители (рис. 3), что естественно согласуется с изменениями геологической и палеоокеанологической обстановки в бассейне.

Иное распределение морфотипов установлено в раннебатском сообществе аммонитов в бассейнах Центральной России (рис.4). Здесь преобладают более инволютные и более быстро расширяющиеся формы, чем в северокавказском сообществе. При этом поля распределения формы раковин в этих районах даже не перекрываются. Та же тенденция еще более выражена в сообществе батских аммонитов Гренландии (рис. 5, 6). В этих бореальном и арктическом сообществах основную роль стали играть преимущественно формы с параметрами D от 0,35 до менее 0,1 (от умеренно инво-

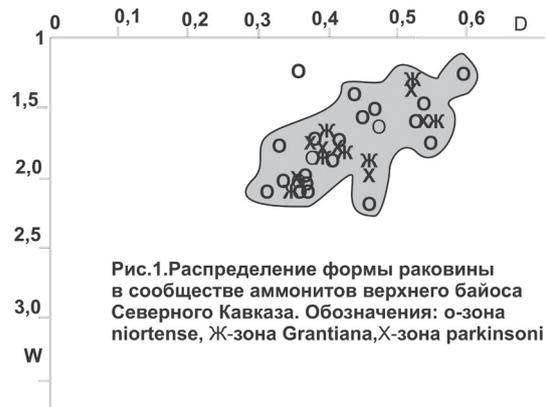


Рис.1.Распределение формы раковины в сообществе аммонитов верхнего байоса Северного Кавказа. Обозначения: о-зона niortense, Ж-зона Grantiana, X-зона parkinsoni

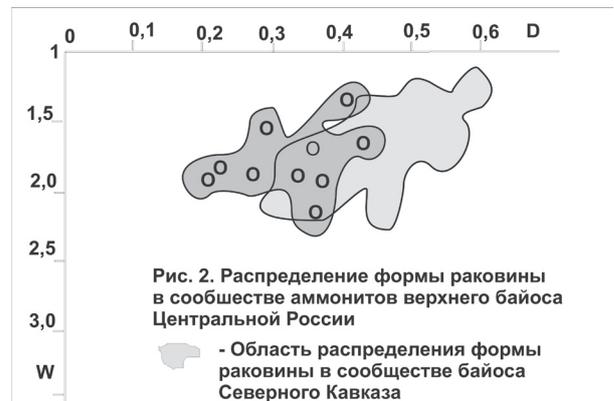


Рис. 2. Распределение формы раковины в сообществе аммонитов верхнего байоса Центральной России  
- Область распределения формы раковины в сообществе байоса Северного Кавказа

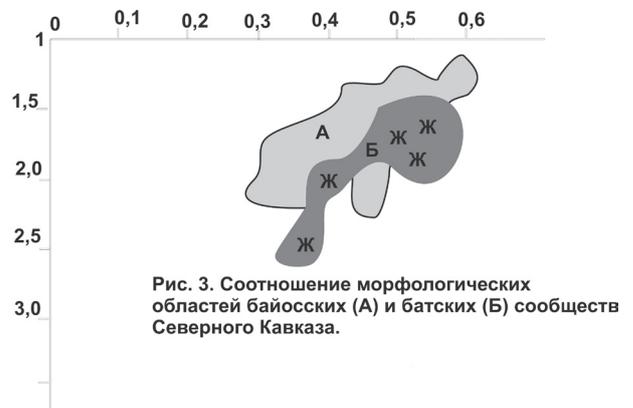


Рис. 3. Соотношение морфологических областей байосских (А) и батских (Б) сообществ Северного Кавказа.

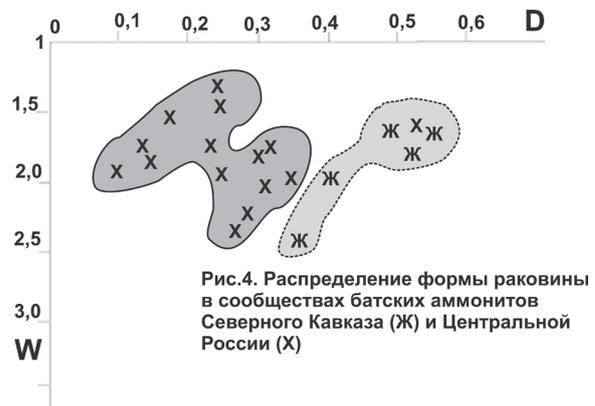
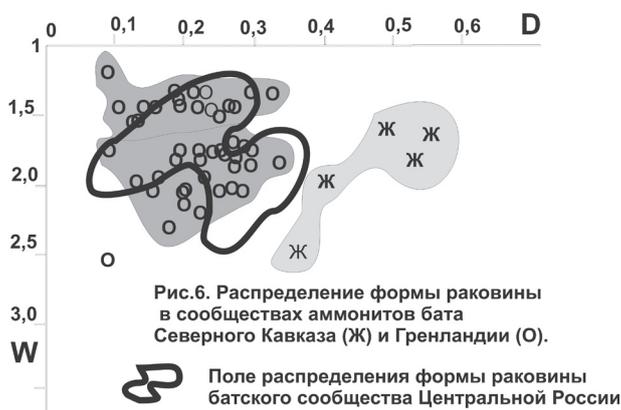
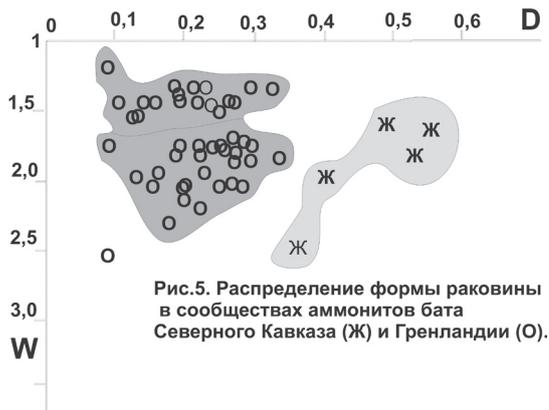


Рис.4. Распределение формы раковины в сообществах батских аммонитов Северного Кавказа (Ж) и Центральной России (X)



лютных до инволютных) и с параметрами  $W$  от 1,1–1,2 до 2,5 (от крайне медленно расширяющихся до быстро расширяющихся). Это обусловлено, в первую очередь, совершенно иным таксономическим составом сообществ. Но изменения в таксономическом составе происходят не сами по себе, а в соответствии с состоянием окружающей среды. Ведущими факторами различий в окружающей среде различных бассейнов являются температурный и общая геологическая и океанологическая обстановка. В настоящее время у нас нет свидетельств того, что температура оказывает влияние на изменение формы раковины. Современные раковинные цефалоподы не обитают в бореальных и арктических морях. Вместе с тем, приуроченность форм с определенной морфологией раковины к различным адаптивным зонам моря представляется доказанной. Примеры – наутилус, обладающий быстро расширяющейся инволютной раковиной, – бентопелагическая придонная жизненная форма, планктонная спираула имеет крайне эволютивную раковину с несоприкасающимися оборотами. Поэтому анализ экологической структуры сообществ логичнее проводить с этих позиций. В распределении формы раковин сообщества батских аммоноидей Центральной России выделяется две группы форм (рис. 4), различающихся по параметрам  $D$  и  $W$ , а именно:  $D$  0,32–0,22,  $W$  1,7–2,5, вторая группа –  $D$  0,25–0,09,  $W$  1,3–2,0. В первую группу могут входить как придонные формы ( $W$  1,55–2,0), так и формы бо-

лее пелагизированные (с параметрами  $W$  1,3–1,5). Вторая группа – это типичные нектобентосные формы.

В таксономически богатом и разнообразном сообществе батских аммонитов Гренландии присутствуют те же морфотипы, что и в сообществе Центральной России, к которым добавляются новые – это две группы: первая – формы с параметрами  $W$  менее 1,5 и вторая с  $W$  более 2,0. Появление первой группы можно трактовать таким образом, что в сообществе появляются немногочисленные эпипелагические формы ( $W$  1,1–1,5,  $D$  0,09–0,3), совершенно отличные от тех планктонных форм, которые характерны для байосского сообщества Северного Кавказа (параметры  $D$  0,5–0,6,  $W$  менее 0,4). Вторая группа – практически отсутствующие во всех рассмотренных сообществах бентопелагические формы. В целом батское сообщество аммонитов Гренландии представляется наиболее полным и наиболее сбалансированным. Правда, в нем отсутствуют жизненные формы (крайне медленно расширяющиеся и крайне эволютивные), которые можно относить к планктонной жизненной форме, способной осуществлять значительные вертикальные миграции. В байосском сообществе Северного Кавказа, такие формы (как указано выше) присутствовали. Это может свидетельствовать о том, что-либо в Гренландском бассейне в бате не было значительных глубин, либо о том, что местное аммонитовое сообщество не смогло освоить эту адаптивную зону.

### Заключение

В Северокавказском бассейне на протяжении байоса, несмотря на существенное обеднение таксономического состава сообщества аммонитов, его экологическая структура не менялась. В батском сообществе сохранились преимущественно только крайне пелагизированные формы, что находит свое соответствие с наступившей регрессией.

Байосское сообщество в бассейнах Русской платформы отличается от северокавказского преобладанием более инволютных форм. Это может трактоваться как адаптация к существованию в более мелководной обстановке. В батском сообществе в бассейнах этого региона еще более усилилась эта тенденция, и оно не имело уже ничего общего батским северокавказским сообществом.

Батское сообщество Гренландии является таксономически наиболее богатым экологически наиболее полным и сбалансированным, за исключением того, что в нем отсутствовали планктонные жизненные формы, способные к значительным вертикальным миграциям в толще воды.

Статья подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» и гранта РФФИ № 11-05-01122.

**Список литературы**

*Барсков И.С.* Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М. Изд-во Моск. Ун-та.1989. 189 с.

*Безносков Н. В., Митта В. В.* Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса–нижнего бата Северного Кавказа // Бюллетень КФ ВНИГНИ, № 1, 1998. 70 с.

*Митта В.В.* *Sokurella galaczi* gen. et sp. nov. и другие среднеюрские Parkinsoniidae (Ammonoidea) Нижнего Поволжья // Палеонтол. журн. 2004. № 3. С. 30–35.

*Митта В.В.* Верхний байос и нижний бат бассейна Печоры и бореально-тетическая корреляция // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 1. С. 77–87.

*Митта В.В., Барсков И.С., Грондель Й. и др.* Верхний байос и нижний бат в окрестностях Саратова // *Vernadsky Mus. Novit.* 2004. № 12. 39 с.

*Митта В.В., Сельцер В.Б.* Первые находки Argoscephalitinae (Ammonoidea) в юре юго-востока Русской платформы и корреляция бореального батского яруса со стандартной шкалой // Тр. НИИ геол. Саратовск. Ун-та. Нов. сер. 2002. Т. 10. С. 12–39.

*Barskov I. S., M. S. Boiko, V. A. Konovalova, T. B. Leonova, and S. V. Nikolaeva* Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic// *Paleontological Journal*, 2008, Vol. 42. 11, pp. 1167–1284.

*Callomon J.H.* The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // *Bull. geol. Soc. Denmark.* 1993. V. 40. P. 83–113.

*Raup D. M.* Geometric Analysis of Shell Coiling// *Coiling in Ammonoids* // *J. Paleontol.* 1967. 47. No. 1. pp. 43–65.

*Spath L. F.* The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovia deposits of Jameson Land (East Groenland) // *Medd. Grunland. Bd.* 1932. 87. 7. 158 p.

**PRELIMINARY DATA ON THE ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE BAJOCIAN AND BATHONIAN AMMONOID ASSEMBLAGES (NORTHERN CAUCASUS, RUSSIAN PLATFORM, GREENLAND)**

**I. S. Barskov and I. A. Sadykova**

The analysis of the ecological structure of ammonoid assemblages using Raup’s morphometric method showed that the ecological structure of assemblages in the Northern Caucasus basin remain unchanged throughout the Bajocian. The Bajocian assemblage in the basins of the Russian Platform differs from the Northern Caucasian one in the dominance if the more involute shells. The Bathonian assemblage of Greenland is the most diverse taxonomically and the most complete and balanced ecologically.

# НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ БОРЕАЛЬНЫХ АММОНИТОВЫХ ФАУН В КИМЕРИДЖСКОМ И ВОЛЖСКОМ ВЕКАХ (НА ПРИМЕРЕ СРЕДНЕРУССКОГО МОРЯ)

М.А. Рогов

Геологический институт РАН  
russianjurassic@gmail.com

С концом юрского периода связаны важнейшие изменения в бореальных аммонитовых фаунах. На рассматриваемый временной интервал приходится смена доминирующей группы аммонитов на уровне надсемейства: в конце кимериджа вымирают последние бореальные стефаноцероидеи (*Cardioceratidae*) и появляются первые бореальные перисфинктоидеи (*Dorsoplanitidae*), чьи потомки определяли облик бореальных аммонитовых фаун до конца готерива. С кимериджским и волжским веками связаны резкие палеогеографические перестройки, а также появление существенных эволюционных новшеств у суббореальных и бореальных аммонитов. Рассмотрим некоторые особенности эволюции аммонитовых ассоциаций на примере наиболее полно изученного региона, который в это время населяли бореальные и суббореальные (а в кимеридже и ранней волге — также и субтетические) аммониты — Русской плиты или, если говорить с точки зрения палеогеографии — Среднерусского моря.

## 1. Разнообразие аммонитов

Хотя некоторые стратиграфические интервалы (в первую очередь это верхняя часть зоны *Sumodose* нижнего кимериджа и терминальная часть волжского яруса) пока изучены недостаточно, имеющиеся данные позволяют представить достаточно полную картину изменения таксономического и морфологического разнообразия аммонитов, населявших Среднерусское море. Морфологическое разнообразие (рис. 1, А) оставалось достаточно высоким в течение всего кимериджа, его резкое уменьшение в начале волжского века связано с вымиранием аммонитов, определявших облик кимериджских фаун (*Cardioceratidae*, *Aulacostephanidae*) и уменьшение разнообразия таксонов-иммигрантов, которые в конце ранневолжского времени практически исчезли (рис. 1, С). В дальнейшем морфологическое разнообразие оставалось сравнительно невысоким, несколько увеличившись в конце поздневолжского времени на фоне крайне низкого таксономического разнообразия за счет появления специфических морфотипов раковины у краспедитид. Таксономическое разнообразие аммонитов (рис. 1, В) начиная с позднего кимериджа постоянно падало, в первую очередь в связи с вымиранием таксонов, а также постепенным

уменьшением интенсивности широтных миграций. В фазу *Virgatus* проливы, связывавшие Среднерусское море с расположенными южнее и западнее бассейнами, закрылись. Кратковременные эпизоды роста таксономического разнообразия в средневолжское время связаны с расцветом виргатитид и появлением многочисленных короткоживущих родов на рубеже средне- и поздневолжского времени.

## 2. Колебания размеров аммонитов

Изменения размеров аммонитов в процессе эволюции почти не привлекают внимания исследователей, за исключением тех случаев, когда появление новых таксонов связано с резким уменьшением размеров в результате педоморфоза. Кроме того, максимальные размеры представителей тех или иных родов не всегда легко зафиксировать. Однако даже предварительные данные позволяют утверждать, что максимальные размеры раковин в пределах разных семейств суббореальных и бореальных кимериджских и волжских аммонитов резко различались, иногда — на порядок (рис. 2, А). Кимериджские кардиоцератиды (также как и более древние стефаноцероидеи) были невелики, причем в самом начале кимериджа и незадолго до вымирания в этой группе преобладали карликовые формы, диаметр раковины которых не превышал 2–3 сантиметра. Аулакостефаниды, как многие другие перисфинктоидеи, напротив, в это время достигали очень крупных размеров. Не менее крупными были суббореальные и бореальные аммониты средневолжского времени, причем очень крупные дорзопланитиды (хотя и относящиеся к разным родам и под родам) в это время обитали по всей Панбореальной надобласти. Резкое уменьшение размеров макроконхов произошло при переходе от дорзопланитид к краспедитидам. При этом также произошло ослабление ребристости (хотя в нескольких родах появились приумбональные бугорки) и резко увеличилось разнообразие формы раковины. Интересно, что даже там, где дорзопланитиды не исчезли на рубеже средней и поздней волги (Северная Сибирь), их размеры уменьшились, а скульптура заметно ослабла по сравнению со средневолжскими представителями семейства. Их потомки вновь достигли достаточно

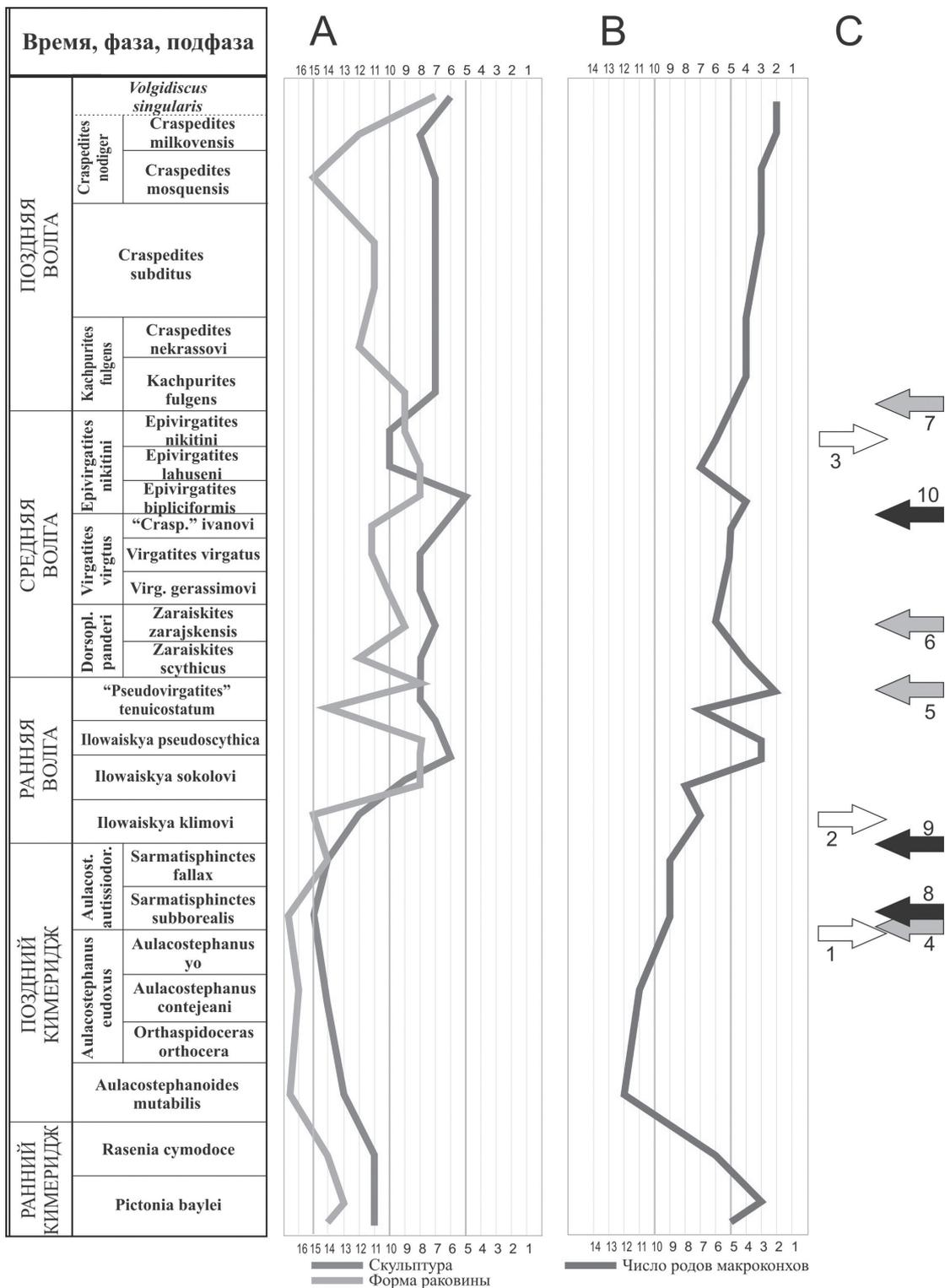


Рис.1. Изменение морфологического и таксономического разнообразия аммонитов в кимериджском и волжском веках в Среднерусском море, а также основные события в эволюции аммонитов. А – морфологическое разнообразие (графики отражают сумму вариантов скульптуры и формы раковины); В – таксономическое разнообразие (учитывались только макроконхи); С – появление, исчезновение и вымирание семейств аммонитов. 1-3 появление (1 – Virgatitidae, 2 – Dorsoplanitidae, 3 – Craspeditidae), 4-7 исчезновение, но не полное вымирание (4 – Ataxioceratidae, 5 – Aspidoceratidae, 6 – Oppeliidae, 7 – Dorsoplanitidae), 8-10 – вымирание (8 – Cardioceratidae, 9 – Aulacostephanidae, 10 – Virgatitidae).

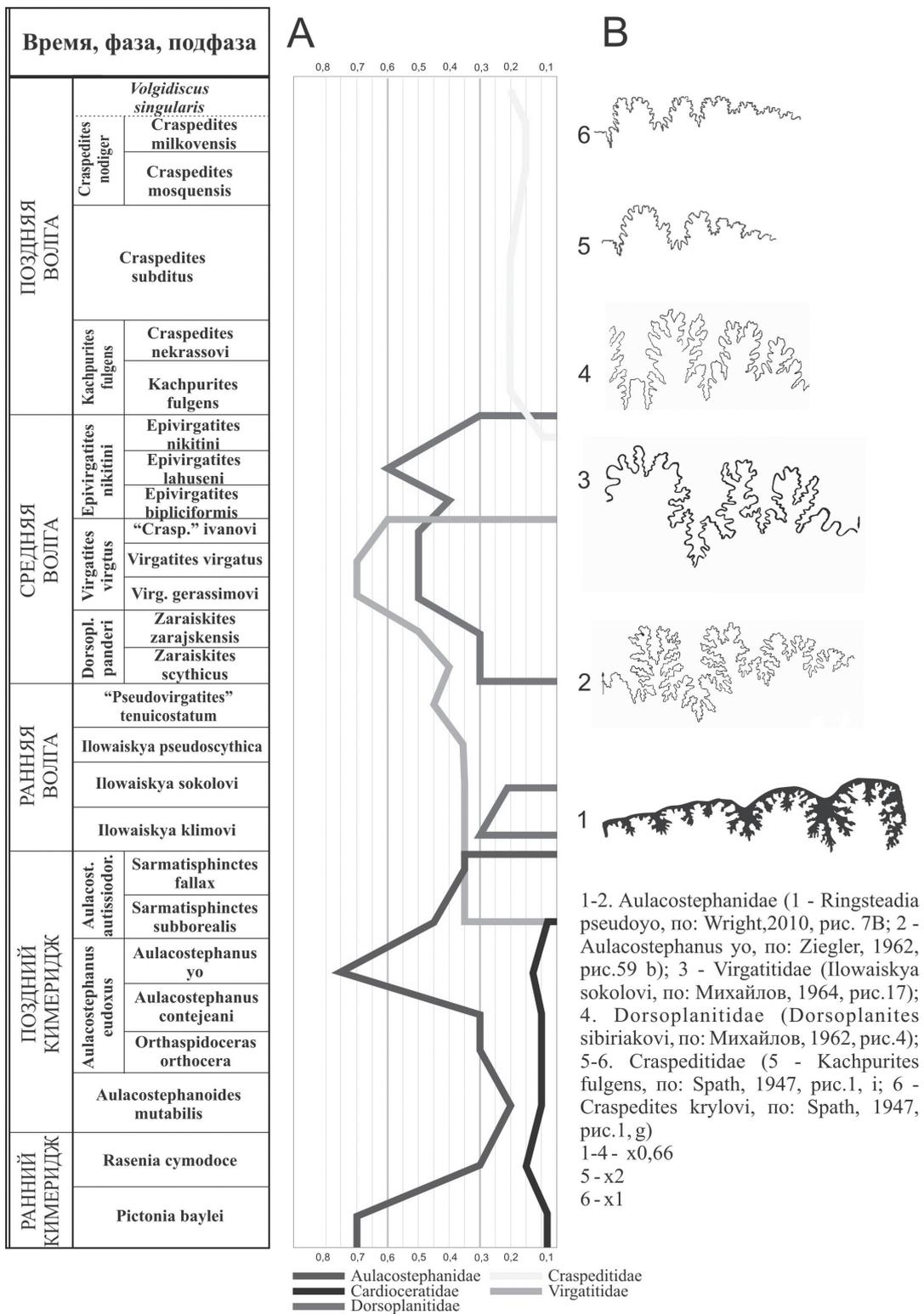


Рис.2. Изменение максимальных размеров макроконхов бореальных и суббореальных семейств аммонитов (А) и особенности строения лопастной линии у аулакостефанид, дорзопланитид и краспедитид (Б).

крупных размеров (до полуметра в диаметре) лишь во второй половине валанжина.

### 3. Изменения в характере лопастной линии бореальных аммонитов. Появление краспедитид

Для лопастной линии позднеюрских перисфинктоидей характерно присутствие сравнительно небольшого числа сильно рассеченных элементов, подходящих под острым углом ко шву (рис. 2, В). Несколько иной тип лопастной линии развился на рубеже оксфорда и киммериджа у суббореальных аулакостефанид и, почти одновременно с ними — у своеобразных Центрально-американских идоцератин *Procraspedites*. У этих аммонитов с ростом раковины усложнение лопастной линии шло, в первую очередь, за счет появления новых элементов, которые оставались сравнительно слабо рассеченными и подходили ко шву почти под прямым углом. На рубеже средне- и поздневолжского времени переход от дорзопланитид к краспедитидам, связанный с появлением такого же типа лопастной линии («краспедитизация») происходил практически одновременно в пределах нескольких полуизолированных бассейнов. При этом нередко наблюдалось мозаичное сочетание признаков («краспедитовая» лопастная линия у хорошо скульптурированных *Epilaugeites* и «дорзопланитовая» — у слабо скульптурированных *Laugæites* и *Praechetaites*). Это привело к тому, что в поздневолжское время в бореальных бассейнах существовали три независимые филогении краспедитид. При этом в

двух филолиниях более эволютные и грубоскульптурированные формы постепенно сменялись более инволютными и слабоскульптурированными (*Swinertonia* — *Subcraspedites* — *Volgidiscus* и *Kachpurites* — *Garniericeras*), хотя эти переходы происходили неодновременно, а в третьей филолинии (*Craspedites* s.s. — *Trautscholdiceras*), наоборот, от слабоскульптурированных полуинволютных форм произошли более эволютные и грубоскульптурированные аммониты.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН №25 и гранта РФФИ 09-05-00456.

### Список литературы

- Михайлов Н.П.* Pavlovia и родственные группы аммонитов // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1962. Т. XXXVII. Вып. 6. С. 3–30.
- Михайлов Н.П.* Бореальные позднеюрские (нижневолжские) аммониты (*Virgatosphinctinae*) // Тр. ГИН АН СССР. 1964. Вып. 107. С. 7–90.
- Spath L.F.* Additional observations on the invertebrates (chiefly ammonites) of the Jurassic and Cretaceous of East Greenland. I. The *Hectoroceras* fauna of the S.W. Jameson Land // Medd. om Grønland. 1947. Bd.132. Nr.3. 70 p.
- Wright J.K.* The Aulacostephanidae (Ammonoidea) of the Oxfordian/Kimmeridgian boundary beds (Upper Jurassic) of southern England // *Palaeontology*. 2010. Vol. 53. P.11–52.
- Ziegler B.* Die Ammonitengattung *Aulacostephanus* in ober Jura (Taxonomie, Stratigraphie, Biologie) // *Palaeontographica*. Abt. A. 1962. Bd. 119. 172 S.

## SOME PECULIARITIES OF EVOLUTION OF BOREAL AMMONITE FAUNAS DURING THE KIMMERIDGIAN AND VOLGIAN (ON EXAMPLE OF THE MIDDLE RUSSIAN SEA)

M.A. Rogov

Key events in evolution of Kimmeridgian and Volgian ammonite faunas of the Middle Russian Sea are considered in terms of taxonomical diversity, disparity, shell size oscillations and changes in septal suture patterns. Taxonomical diversity gradually dropped since the Late Kimmeridgian mainly due to paleogeographical changes, but morphological disparity persisted at relatively high level and even increased during the latest Volgian. Differences in maximal shell size are among well-recognized features of Boreal and Subboreal ammonite families. Most prominent decreasing in shell size coincides with appearance of craspeditids near to Middle/Late Volgian transition. Suture line of the “craspeditid” type firstly appeared in some aulacostephanid and idoceratin ammonites during the Kimmeridgian. Again the same type of septal suture evolved in some dorsoplanitids and became typical for craspeditid ammonites.

## ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ ЦЕФАЛОПОД

## МОРФОЛОГИЯ РОСТРОВ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ВЕС ПРИЗНАКОВ В СЕМЕЙСТВЕ CYLINDROTEUTHIDIDAE (BELEMNITIDA)

О.С. Дзюба

Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск  
DzyubaOS@ipgg.nsc.ru

*Cylindroteuthidae* — бореальное семейство из отряда *Belemnitida* (*Coleoidea*), остатки которого встречаются в средне-верхнеюрских и нижнемеловых отложениях. Представители этого семейства узнаваемы по субконической или субцилиндрической форме ростров и брюшной борозде, протягивающейся от вершины. Поскольку среди белемнитов известны случаи гомеоморфии, для диагностики цилиндротеутид имеет значение также внутреннее строение ростра. Характерна смещенная к брюшной стороне осевая линия, субцилиндрическая или веретеновидная форма начальных ростров. Начиная со второй половины XX века, разработка систематики семейства ведется на основе комплексного анализа как внешних, так и внутренних черт морфологии ростров, что можно увидеть в работах В.А. Густомесова, В.Н. Сакса и Т.И. Нальняевой, а также автора настоящей статьи. Недавно семейство *Cylindroteuthidae* Stolley, 1919 было разделено на пять подсемейств: *Cylindroteuthinae* Stolley, 1919; *Pachyteuthinae* Stolley, 1919; *Lagonibelinae* Gustomesov, 1977; *Simobelinae* subfam. nov. и *Spanioteuthinae* subfam. nov. (Дзюба, 2011). Принятие обновленной систематики цилиндротеутид (таблица) требует подробного рассмотрения таксономического веса морфологических признаков.

лах родов: субконическая у *Communicobelus* и многих *Holcobeloides*, субцилиндрическая у *Eulagonibelus*, субцилиндрическая до слабо выраженной субконической у *Lagonibelus*. У остальных таксонов форма ростра меняется от вида к виду, в меньшей мере — внутри вида.

*Длина послееальвеолярной части* (абсолютная и относительная) — это один из самых важных признаков, используемый при выделении таксонов практически любого ранга — от подсемейства до вида (и подвида). При этом показатель не столько абсолютное значение длины послееальвеолярной части, сколько ее отношение к спинно-брюшному диаметру у вершины альвеолы, выраженному в процентах. Наиболее крупные различия в удлинненности ростров характеризуют подсемейства, менее крупные различия — роды, еще более мелкие — виды.

*Длина привершинной части* (абсолютная и относительная) — весьма субъективный признак в связи с отсутствием надежных критериев выделения привершинной части. Этот признак используется при разграничении видов.

*Вершина ростра* может быть расположена центрально или смещена к брюшной, либо к спинной стороне. Важны любые ее особенности: оттянутость

Таблица. Классификация белемнитов семейства *Cylindroteuthidae*

Подсемейства	<i>Cylindroteuthinae</i>	<i>Pachyteuthinae</i>	<i>Lagonibelinae</i>	<i>Simobelinae</i>	<i>Spanioteuthinae</i>
Роды	<i>Cylindroteuthis</i> <i>Arctoteuthis</i>	<i>Pachyteuthis</i> <i>Microbelus</i> <i>Boreioteuthis</i> <i>Acroteuthis</i>	<i>Lagonibelus</i> <i>Communicobelus</i> <i>Holcobeloides</i> <i>Eulagonibelus</i>	<i>Simobelus</i> <i>Liobelus</i>	<i>Spanioteuthis</i>

**Внешние признаки**

*Общая форма* ростров в целом меняется от субконической до субцилиндрической. У совсем юных экземпляров она бывает веретеновидной. Исключительно редко веретеновидную форму имеют ростры взрослых особей. У представителей подсемейства *Lagonibelinae* общая форма ростра относительно стабильна в преде-

в виде клюва или в виде конуса, сосцевидность, заостренность или же, наоборот, притупленность. Форма вершины и степень ее заостренности относительно стабильны в пределах видов и могут быть использованы при их разграничении.

*Форма поперечного сечения* бывает овальной, округлой и субчетырёхугольной (субпрямоугольной,

субквадратной или субтрапецеидальной). Высота сечения меняется от высокого (у ростров, сжатых с боков) к низкому (при сжатии в спинно-брюшном направлении). Это очень важный систематический признак, служащий разграничению родов и видов. Так, в подсемействе *Cylindroteuthidinae* благодаря меньшему боковому сжатию ростров от рода *Cylindroteuthis* обособляется род *Arctoteuthis*. В подсемействе *Pachyteuthidinae* сильной спинно-брюшной сдавленностью ростров отличаются роды *Acroteuthis* и *Microbelus* (в большей степени первый и в меньшей — второй); ростры рода *Boreioteuthis* также в основной своей массе сжаты в спинно-брюшном направлении, но могут испытывать и слабое боковое сжатие; представители рода *Pachyteuthis* сжаты преимущественно с боков. В подсемействе *Simobelinae* большая спинно-брюшная сдавленность характерна для рода *Liobelus*. В подсемействе *Lagonibelinae* сильное спинно-брюшное сжатие отличает роды *Holcobeloides* и *Eulagonibelus* от *Lagonibelus* и *Communicobelus*.

**Особенности поверхности ростра.** На поверхности ростров могут быть развиты продольные углубления — борозды и часто едва заметные продольные уплощения — полосы. Рисунок боковых полос и окаймляющих их борозд — это признаки таксонов высокого ранга. Они используются при обособлении семейств. Только в отдельных случаях, когда на месте боковых полос образуются сильные вдавленности, последние могут стать видоспецифическим признаком. Для рассматриваемого семейства характерно также наличие брюшной борозды, начинающейся от вершины и развитой в разной мере. Степень ее развития по своему систематическому весу имеет такое же значение, что и высота поперечного сечения ростров и наряду с последней является основой выделения таксонов родового и видового ранга. Так, в подсемействе *Lagonibelinae* сильно развитую длинную брюшную борозду, в том числе на самых ранних стадиях развития, имеют роды *Holcobeloides* и *Eulagonibelus*. У родов *Lagonibelus* и *Communicobelus* борозда бывает длинной, но только на взрослых стадиях онтогенеза, обычно она короткая или практически отсутствует. В подсемействе *Pachyteuthidinae* хорошо развитая брюшная борозда лежит в основе обособления рода *Boreioteuthis*; в подсемействе *Simobelinae* лучше развитую брюшную борозду имеют представители рода *Liobelus*. Брюшная и боковые стороны ростра могут быть уплощены. Спинная сторона, как правило, выпуклая. Величина уплощений и их положение на ростре обычно характеризуют таксоны видового ранга, но могут быть иногда родоспецифичны. Так, в подсемействе *Pachyteuthidinae* сильное брюшное уплощение характеризует род *Acroteuthis*; в подсемействе *Simobelinae* — род *Liobelus*.

#### Внутренние признаки и онтогенез

К внутренним признакам относятся особенно альвеолы и осевой линии, линии нарастания. Все

эти признаки непосредственно отражают процесс изменения ростра в онтогенезе и в систематике, как правило, используются вместе.

Очень важными являются наблюдения за удлинением и утолщением ростра в онтогенезе. Отличия в закономерностях относительного удлинения послепальцеальной части ростров в онтогенезе служат разграничению подсемейств. Подсемейства *Cylindroteuthidinae* и *Spanioteuthidinae* характеризуются сильно удлиненными на начальных стадиях развития рострами. У *Pachyteuthidinae*, *Lagonibelinae* и *Simobelinae* они менее удлинены. Все подсемейства, за исключением *Lagonibelinae*, по мере роста относительно утолщаются, хотя и в разной степени: слабо или умеренно — *Cylindroteuthidinae*, умеренно — *Pachyteuthidinae*, сильно — *Simobelinae*, наиболее сильно — *Spanioteuthidinae*. В онтогенезе *Lagonibelinae* относительная удлиненность сохраняется или же увеличивается, реже — очень слабо сокращается.

В процессе роста формируется тот или иной облик осевой линии и альвеолы. Специфика нарастания в онтогенезе ростров *Spanioteuthidinae* обуславливает им глубокую (более 1/2 длины ростра), смещенную к спинной стороне альвеолу со слабо эксцентричной вершиной и почти прямую осевую линию. Альвеола *Cylindroteuthidinae* занимает от 2/5 длины ростра и меньше, вершина ее расположена центрально или немного смещена к брюшной стороне, а осевая линия прямая или слегка изогнута. Ростры *Pachyteuthidinae*, *Lagonibelinae* и *Simobelinae* обладают более изогнутой осевой линией и сильнее смещенной к брюшной стороне альвеолой. При этом по глубине альвеолы *Simobelinae* ближе к *Spanioteuthidinae*, а *Lagonibelinae* — к *Cylindroteuthidinae*. Альвеола *Pachyteuthidinae* составляет от 1/2 длины ростра и меньше.

Небесполезны наблюдения за изменением в онтогенезе и других признаков цилиндротейтид, например, длины брюшной борозды и высоты сечения ростра. Оба признака по мере взросления белемнита могут меняться настолько, что порой возникают проблемы с определением его таксономической принадлежности. Так, например, у взрослых ростров *Lagonibelus pavelowi* Sachs et Naln. поперечное сечение довольно низкое и развита длинная и глубокая брюшная борозда, что необычно для рода *Lagonibelus* и сближает этот вид с родом *Holcobeloides*. Однако на более ранних стадиях развития белемнит обнаруживает довольно высокое поперечное сечение и короткую брюшную борозду, что, напротив, не свойственно *Holcobeloides* и типично для *Lagonibelus*. Согласно онтогенетическому принципу систематики, вид должен быть отнесен к роду *Lagonibelus*. Во внимание следует принимать изменения любых признаков в онтогенезе.

Таким образом, для выделения подсемейств представляется уместным использовать специфику онтогенеза и внутренние признаки в комплексе, а

именно: длину послеальвеолярной части начальных ростров, закономерность нарастания ростров в онтогенезе, особенности альвеолы и осевой линии. К наиболее стабильным признакам родового ранга отнесены такие внешние признаки, как общая форма ростра, высота и форма поперечного сечения, характер развития брюшной борозды. Для таксономических операций на видовом уровне используются более мелкие различия

практически во всех внешних и внутренних признаках ростров, в том числе и в особенностях онтогенеза.

### **Список литературы**

*Дзюба О.С.* Подсемейства в составе *Cylindroteuthididae* (Belemnitida) // *Новости палеонтологии и стратиграфии*. 2011. Вып. 16–17. Приложение к журналу «Геология и геофизика». Т. 52. С. 103–107.

## **ROSTRAL MORPHOLOGY AND TAXONOMIC VALUE OF THE MORPHOLOGICAL FEATURES WITHIN THE FAMILY CYLINDROTEUTHIDIDAE (BELEMNITIDA)**

**O.S. Dzyuba**

Ontogenic features in combination with details of internal structure, specifically the length of post-alveolar part of juvenile rostra, patterns of ontogenetic growth, characteristics of alveolus and apical line are used for subdivision of the family *Cylindroteuthididae* into subfamilies. Such features of the rostrum as shape and transverse section as well as characteristics of the ventral apical groove are used for generic differentiation.

## РОД *PARAHOPLITES ANTHULA*, 1899: СОСТАВ, ЭВОЛЮЦИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

И.А. Михайлова<sup>1</sup>, Т.Н. Богданова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский геологический институт имени А.П. Карпинского

Свыше 100 лет назад Д. Антула (Anthula, 1899) установил новый род аптских аммонитов, получивший название *Parahoplites*, созвучное с ранее установленным альбским родом *Hoplites*. И *Hoplites* Neumayer, и *Parahoplites* Anthula впоследствии явились родоначальниками двух надсемейств *Hoplitoidea* и *Parahoplitoidea*.

Антула изучил коллекцию аммонитов, собранную Г. Абихом и дополненную материалами Шёгрена. Неутомимый исследователь Кавказа – Герман Абих – заложил в XIX веке основы стратиграфии этого региона. Большое внимание в специальной работе «Строение и геология Дагестана» он уделил «стране гор». «Меловую почву» подразделял на три яруса. Средний ярус сложен в основном песчаниками, в которых иногда наблюдаются стяжения (конкреции). Именно в конкрециях нередко встречаются ископаемые хорошей сохранности. Преобладают моллюски: двустворки, аммониты, брюхоногие.

К новому роду Антула отнес 21 вид, шесть из которых были новыми, а остальные установлены ранее. В том числе из апта юга Франции, из гольта Клансея, из гольта Зальцимера, Зап. Германия, из Вернсдорфских сланцев, Северная Германия, из апта Кисловодского района, из глин среднего неокома Европейской России и вид *P. treffrianus* из меловых отложений Колумбии. При установлении шести новых видов Антула приводит в первую очередь местонахождение у сел. Акуша, как самое богатое по обилию и наилучшее по сохранности аммонитов.

Антула разделил род *Parahoplites* на две примерно равные группы: *P. melchioris* и *P. aschiltaensis* (рис. 1). Вскоре И. Синцов (Sinzow, 1907) отделил вторую группу в род *Acanthohoplites*. Новый род, а также собственно род *Parahoplites*, он пополнил за счет описания новых видов с Мангышлака.

К настоящему времени в роде *Parahoplites* на Северном Кавказе (включая Дагестан) и на Западе Центральной Азии установлено присутствие 13 видов (см. таблицу): *Parahoplites melchioris* Anthula; *P. campichei* (Pictet et Renevier); *P. sjogreni* Anthula; *P. grossouvrei* Jacob; *P. schmidti* Jacob; *P. multicostatus* Sinzow; *P. transitans* Sinzow; *P. maximus* Sinzow; *P. sub-campichei* Sinzow; *P. artschmanensis* Glasunova; *P. debilicostatus* I. Michailova; *P. Irregularis* Casey; *P. lupповi* Tovbina.

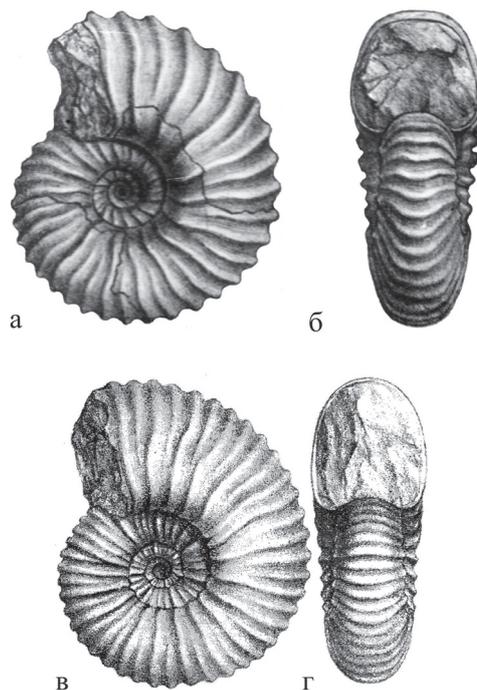


Рис. 1. а, б – *Parahoplites melchioris* Anthula, 1899 в, г – *Parahoplites aschiltaensis* Anthula, 1899 → Sinzow, 1907 → *Acanthohoplites aschiltaensis* (Anthula, 1899)

Род *Parahoplites* нередко сближали с раннеаптским родом *Deshayesites* Kasansky. У обоих родов достаточно сходный тип скульптуры, но поперечное сечение у первого рода, как правило, несколько более широкое, чем у второго. Существенно различается морфогенез лопастной линии. У рода *Parahoplites* новые лопасти появляются в результате деления седла U/I, а у рода *Deshayesites* – седла I/D (рис. 2). Различный морфогенез лопастной линии позволяет относить род *Parahoplites* к надсемейству *Parahoplitoidea*, а род *Deshayesites* – к надсемейству *Deshayesitoidea*.

Надсемейство *Parahoplitoidea* разделяется на два семейства: *Parahoplitidae* Spath, 1922 и *Acanthohoplitidae* Stoyanow, 1949. На сегодняшний день семейство *Parahoplitidae* представлено одним родом *Parahoplites*. В 1949 г. А. Стоянов в память своих соотечественников выделил два новых рода: *Sinzowiella* и *Kasanskiella* (Stoyanow, 1949, с. 90, 101). Мы считаем эти рода синонимами

Таблица. Распространение видов рода Parahoplites

Виды рода Parahoplites	Туркменистан	Иран	Мангышлак	Дагестан	Северный Кавказ	Крым	Венгрия	Германия	Англия	Франция	Швейцария	Испания	Тунис	Марокко	Техас	Калифорния	Мексика	Колумбия	Перу	Чили	
1 melchioris Anth.	+	gr.	+	+	+		+	+		+		cf.									
2 sub-campichei Sinz.	+		+	+	+																
3 transitans Sinz.	+		+	+	+																
4 schmidti Jac. et Tobl.	+			+	+					+	+										
5 grossouvrei Jac.	+			+	+																
6 multicosstatus Sinz.	+		+	+	+		+	+										cf.			
7 debilicostatus I. Mich.	+			+	+																
8 campichei Pict. et Ren.	+	cf.	+	+	+																
9 irregularis Casei	+							+	+												
10 sjogreni Anth.	+			+	+																
11 maximus Sinz.	+	+	+	+	+				+				+						+		
12 artschmanensis Glasun.	+			+																	
13 lupповi Tovbina	+																				
14 robustus Sinz.							+														
15 nutfieldiensis Sow.								+	+				cf.	+				cf.		gr.	
16 cunningtoni Casey								+	+												
17 laticostatus Sinz.							+						+								
18 wintoni															+						
19 thomasi															+						
20 umbilicostatus															+						
21 mexicanus Humphrey																	+				
22 macfarlandi Anderson																+		+			
23 nicholsobi Benavid.-Cac.																		+			
24 inti Benavid.-Cac.																			+	+	
25 quilla Benav.-Cac.																			+	+	+

рода Parahoplites, так как отсутствуют принципиальные отличия от него. Второе семейство Acanthohoplitidae включает в свой состав около 10 родов (рис. 3)

Изучение морфогенеза скульптуры у вида Parahoplites melchioris выявило наличие на раковине бугорчатой стадии. Раковина первого и второго оборота гладкая; в конце второго—начале третьего оборота на раковине имеются микроскопические бугорки, число их не более 8—10, далее раковина примерно до середины четвертого оборота гладкая, а в конце четвертого оборота (диаметр более 10 мм) появляются ребра (рис. 4). Логично предположить, что бугорки унаследованы от предковых форм: скорее от рода Acanthohoplites, чем от рода Colombiceras с уплощенными ребрами. Типовые виды Acanthohoplites aschiltaensis (Anthula) и Parahoplites melchioris Anthula, существовавшие почти одновременно, внешне весьма похожи, но у второй формы на взрослой стадии бугорки отсутствуют (см. рис. 1).

У Deshayesitoidea, Parahoplitoidea и Douvilleiceratoida установлена неустойчивая пятилопастная примасура, которая была унаследована от гетероморфных предков. Морфогенез лопастной линии рода Parahoplites (рис. 2) выявил отсутствие в примасуре пятой лопасти (VUID), видимо, эта предковая стадия утрачена. Остальные признаки, свойственные надсемейству Parahoplitoidea, присутствуют: новые элементы возникают за счет деления седла U/I (VUID – VUUIID), умбиликальная лопасть трёхраздельная. Вместе с тем у семейства Parahoplitidae основание дорсальной лопасти цельное, а у семейства Acanthohoplitidae двухраздельное.

Грузинские коллеги И.В.Кванталиани и М.З.Шарикадзе подтвердили наличие у Parahoplites, Acanthohoplites и Epicheloniceras неустойчивой пятилопастной примасуры. Однако, проанализировав морфогенез лопастной линии Parahoplites, они пришли к нежи-

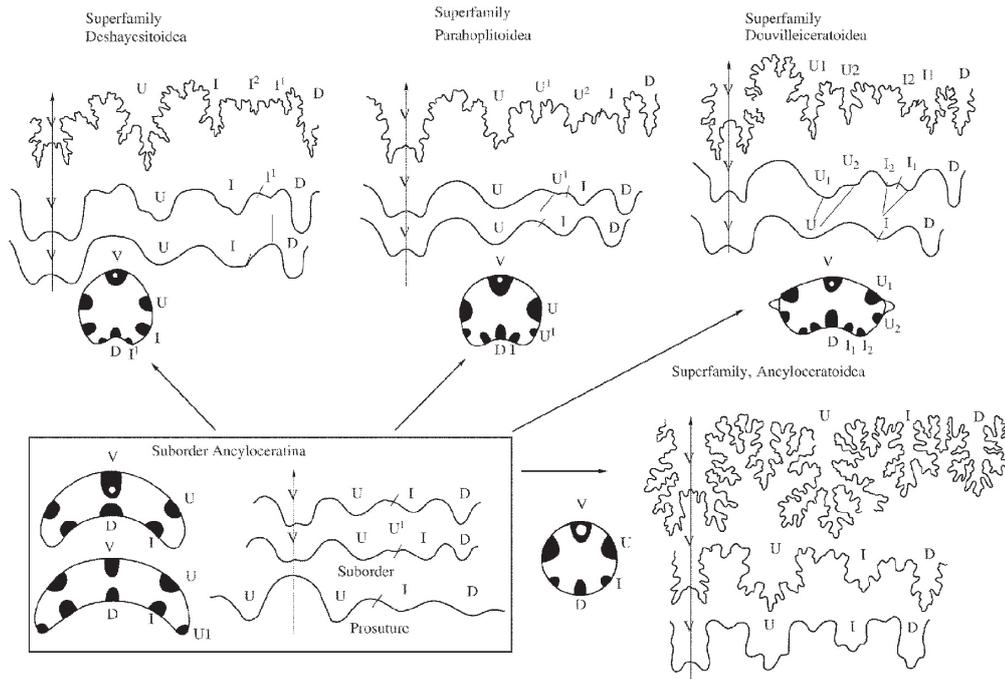


Рис. 2. Ранний морфогенез лопастной линии и сечения оборотов подотряда Ancyloceratina Wiedmann

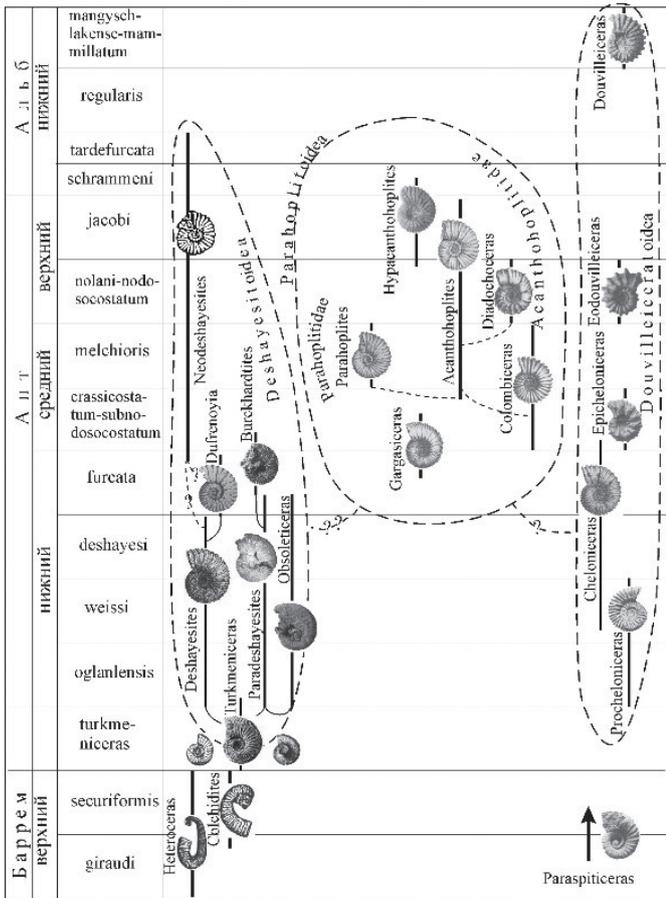


Рис. 3. Филогенетическая схема надсемейств Deshayesitoidea, Parahoplitoidea, Douvilleiceratoidea

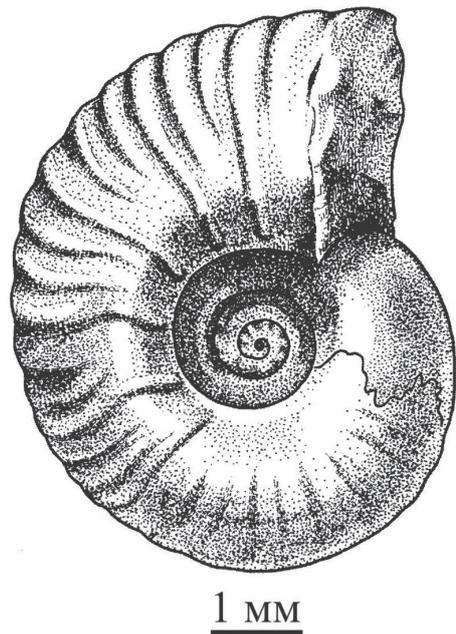


Рис. 4. Parahoplites schmidti Jac. et Tobl., Дагестан, сел. Акуша

данному выводу. По мнению этих авторов умбиликальная лопасть у рода Parahoplites, как и у рода Eicheloniceras разделяется на две части. Поэтому Кванталиани и Шарикадзе перенесли род Parahoplites к Douvilleiceratidae, а подсемейство Acanthohoplitinae подняли до уровня семейства. В коллективной работе грузинских палеонтологов-биостратиграфов – «Атлас раннемело-

вой фауны Грузии» (2005 г.) – данные таксоны приняты в ранге надсемейств.

Таким образом, можно сказать, что род *Parahoplites* единственный представитель семейства *Parahoplitidae* Spath совместно с многородовым семейством *Acanthohoplitidae* Stoyanow на основании однотипного морфогенеза лопастной линии образуют надсемейство *Parahoplitoidea* Spath.

Состав и распространение рода *Parahoplites* показано на таблице. По всему миру насчитывается около 30 видов этого рода, 20 из которых, несомненно, принадлежат этому роду. Родовую принадлежность остальных или невозможно установить точно. Большинство несомненных видов этого рода происходят из районов Закаспия (Мангышлак, Туаркыр, Балханы и Копед-Даг) и Северного Кавказа (включая Дагестан). Скорее всего, эти районы следует считать центрами зарождения и расселения этой группы аммонитов. Названные районы в фазу *melchioris* объединял единый морской бассейн, который представлял собой северо-восточную окраину океана Тетис и принадлежал Средиземноморской палеобиогеографической области. Э.В. Котетишвили (1986) в Средиземноморской области для всего аптского века выделяла Альпийско-Кавказскую провинцию с двумя подпровинциями, одной из которых, по наличию эндемичных родов, была Туркменская. Возможно, в фазу *melchioris* оправдано существование этой подпровинции, так как в отличие от кавказского аммонитового комплекса туркменский содержал несколько эндемичных родов (*Caspianites*, *Protacanthoplites*) и большое количество эндемичных видов парагоплитов, близких к известным, но определенных со знаками “aff.” и “ex gr.”.

В странах Восточной Европы парагоплиты крайне редки или вовсе отсутствуют. Так, в Румынии, в одном из разрезов Восточных Карпат Е. Аврам (Avram, 1980, стр. 81) указывает на находку единственного экземпляра *Parahoplites* sp. В Болгарии нет достоверных данных о присутствии в разрезах парагоплитов. В стратиграфической части своей монографии Н. Димитрова (Димитрова, 1967, стр. 10) приводит наличие аммонитов рода *Parahoplites* среди других характерных для верхнего апта родов, однако, в палеонтологической части монографии описания видов этого рода отсутствуют. Лишь из разрезов апта Венгрии О. Шивес (*Geologica Hungarica*, 2007, стр. 72) приводит описания трех видов парагоплитов, общих с видами кавказско-туркменского комплекса: ?*P. melchioris*, *P. tenuicostatus*, ?*P. multicostatus* и ?*P. robustus*. Сомнения в родовой принадлежности этих аммонитов обусловлены, с одной стороны, неудовлетворительной сохранностью (*P. melchioris*), с другой – неотчетливыми представлениями о стратиграфической приуроченности аммонитов рода *Parahoplites*: по данным разных авторов они встречаются как с аммонитами рода *Chelonicerias*, так и с *Nolanicerias* и *Nuracanthoplites*. Отложения среднего

апта Чехии и Словакии представлены фациями, отражающими такие обстановки бассейнов этого времени, которые были неблагоприятными для существования аммонитов (письменное сообщение З. Вашичека в июне 2011 г.). Во Франции и Швейцарии парагоплиты практически отсутствуют. По старым данным Жакоба (Jacob, 1907) отсюда определялся вид *P. schmidti*, а в одной из недавних работ (Dauphin, 2002, табл. 4, фиг. 3) из французского разреза Бодинар вблизи современного стратотипа гаргаса был изображен единственный экземпляр *P. melchioris*. Наконец, в крайнем западном регионе средиземноморской части океана Тетис, Испании, из гаргасской части разрезов Юго-Восточной Испании указывается присутствие аммонита *P. melchioris* (Castro et al., 2001, стр. 150). Однако аммонит, изображенный в другой работе (García, Moreno, Araguz, 2007, табл. 2, фиг. 8, 9) под названием *P. melchioris*, имеет неудовлетворительную сохранность и его точную видовую принадлежность установить довольно трудно.

В аптских отложениях Северной Германии и Южной Англии обнаружено несколько видов рода. И если в разрезах Северной Германии наряду с местными и английскими видами еще встречаются тетические виды – *P. melchioris* и *P. multicostatus*, то в Англии *P. Кейси* определены в основном только местные виды, среди которых имеется один кавказско-закаспийский вид *P. maximus*. Бассейны названных регионов мы считаем частью Бореальной палеобиогеографической области, однако не в типичном её выражении, а зоной перекрытия Бореальной и Средиземноморской областей со смешением фаунистических элементов обеих. Также как в раннем апте эти бассейны в фазу *melchioris* – *nutfieldiensis* входили в состав Среднеевропейской провинции.

Совершенно иной видовой состав “парагоплитов” определен из аптских разрезов юга США – штаты Калифорния (Anderson, 1938), Техас (Scott, 1940), Мексика (Humphrey, 1949), Южной Америки – Колумбия (Scharikadze et al., 2004), Перу (Benavides-Caceres, 1956) и Чили (Perez et al., 1990) (таблица). Большинство видов, которые ранее были отнесены названными авторами к роду *Parahoplites*, позднее были переопределены как принадлежащие эндемичному роду *Neodeshayesites*. Географическое распространение последнего охватывает выше названные регионы. Исключение представляют собой определенные в Колумбии *P. maximus* и *P. cf. nutfieldiensis*, а в Чили – *P. gr. nutfieldiensis*. По поводу последнего нельзя сказать определенно, что изображенный экземпляр, обладающий таким признаком, как прямые и уплощенные ребра на вентральной стороне, пересекающие её перпендикулярно, без какого – либо наклона вперед, принадлежит роду *Parahoplites*. Таким признаком обладают виды рода *Neodeshayesites*.

В последней фундаментальной монографии по барремским, аптским и частично альбским аммонитам Колумбии авторы (Kakabadze et al., 2004, стр. 549) по

наличию большого процента эндемичных родов и видов подтвердили выводы многих исследователей, что в средне- и позднеаптское время бассейны юга США и частично Южной Америки входили в состав Карибской провинции Тетической области. При этом кульминация этого эндемизма пришлась на среднеаптское время.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-05 00276).

### Список литературы

Атлас раннемеловой фауны Грузии // АН Грузии. Геол. ин-т. Тр. Нов. сер. Вып. 120. Тбилиси, 2005. 788 с.

Димитрова Н. Фосилите на България. IV. Долна Креда. Головоноги (Nautiloidea и Ammonoidea). София. 1967. 424 с.

Котетишвили Э.В. Зональная стратиграфия нижнемеловых отложений Грузии и палеогеография раннемеловых бассейнов Средиземноморской области, АН СССР, Геол. Ин-т. Тр. Нов. Сер. Вып. 91. 1986. 160 с.

Anthula D.J. Über die Kreidefossilien des Kaukasus // Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ung. 1899. Bd. 12. S. 55–102.

Anderson F.M. Lower Cretaceous deposits in California and Oregon // Geol. Soc. of Amer. Spec. Pap. 1938. 16. 339 p.

Avram E. Stratigrafia regiunii Pasului Predeluş // An. Inst. Geol. Geofiz. 1980. V. 54. 152 p.

Benavides-Cáceres V.E. Cretaceous System in Northern Peru // Ameri. Mus. Nat. Hist. Bull. 1956. V. 108. Art. 4. P. 357–493.

Castro J.M., Company M., De Gea G.A., Arguado R. Biostratigraphy of the Aptian-Middle Cenomanian platform to basin domain in the Prebetic Zone of Alicante, SE Spain: calibration between shallow water benthonic and pelagic scales // Cretac. Res. 2001. V.22. P. 145–156.

Garsia R., Moreno J.A., Aragus S. Noves dades dels ammonits de l'Aptia del Massis del Garraf (Barcelona) // Batalleria. 2007. V. 13. P. 47–52.

Humphrey W.E. Geology of the Sierra de los Muertos Area, Mexico // Bull. Geol. Soc. Amer. 1949. V. 60. 1. P. 89–176

Kakabadze M.V., Hoedemaeker P.H.J., Bogdanova T.N., Scharikadze V.Z. On the Barremian-Early Albian biogeography (by ammonites) of Colombia // Scripta Geol. 2004. V. 128. P. 515–558.

Perez E., Cooper M.R., Covacevich V. Aptian Ammonite-based age for the Pabellon Formation, Atacama region, Northern Chile // Revista Geol. Chile, 1990. V. 17. No 2. P. 181–185.

Scharikadze M.Z., Kakabadze M.V., Hoedemaeker Ph. J. Aptian and Early Albian Douvilleiceratidae, Acanthohoplitidae and Parahoplitidae of Colombia // Scripta Geol., 2004. V. 128. P. 313–514.

Scott G. Cephalopods from the Cretaceous Trinita group of the south central United States // Univ. of Texas Publ., 1940. V. 3954 (for 1039). P. 969–1106.

Sinzow I.F. Untersuchung einiger Ammonitiden aus dem Unteren Gault Mangyschlak und des Kaukasus // Зап.СПб Минералог. общ-ва. Сер. 2. 1907. Т. 45. Вып. 2. С. 455–519.

Stoyanow A. Lower cretaceous stratigraphy in southeastern Arizona // Mem. Geol. Soc. Amer. 1949. N 38. 169 p.

Szjves O., Csontos L., Bujtor L., Fxzy I. Geologica Hungarica. Series palaeontologica. Fasciculus 57. Aptian-Campanian ammonites of Hungary. 2007. 187 p.

## GENUS PARAOPLITES ANTHULA, 1899: COMPOSITION, EVOLUTION, AND DISTRIBUTION

I.A. Mikhailova & T.N. Bogdanova

Species composition and systematic problems, stratigraphic and geographic distribution of the genus Parahoplites Anthula (family Parahoplitidae Spath) are reviewed.

## СЛОЖНАЯ ИСТОРИЯ ВИДА *PACHYDISCUS (PACHYDISCUS) NEUBERGICUS (VON HAUER, 1858) (AMMONOIDEA)* И СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ НА СЕГОДНЯШНИЙ ДЕНЬ

Дж. В.М. Яхт, С. Холартс, М. Махальский, Е. А. Яхт-Языкова

Uniwersytet Opolski, Zakład Paleobiologii, Katedra Biosystematyki, ul. Oleska 22, PL-45 052 Opole, Poland  
eyazykova@uni.opole.pl

История изучения вида *Ammonites neubergicus*, впервые описанного в 1858 г. Францем фон Хауером (Franz (Ritter) von Hauer) крайне запутана. Дискуссии по поводу его таксономического статуса, географического и стратиграфического распространения не ослабевают. Одним из первых эту проблему затронул Дмитрий Павлович Найдин (2002). Типовая серия вида включает четыре экземпляра (лектотип и три паралектотипа), которые были собраны в мергелистых песчаниках совместно с аммонитами *Pachydiscus (P.) epiplectus* (Redtenbacher) и *Hoploscaphites constrictus* (Sowerby) в неэксплуатируемом карьере около Крампена, юго-центральная Австрия. Предварительные данные по нанопланктону из единственной пробы из этого разреза, указывают на среднюю часть белемнитовой зоны *Belemnella sumensis* (или выше, но не выше, чем верхняя часть зоны *Belemnella sumensis*. (середина раннего маастрихта). По планктонным фораминиферам это соответствует уровню зоны *Gansserina gansseri*. Однако один вид из упомянутого наноконгломерата: *Lithraphidites quadratu* является индикатором зоны CC25b/UC20a, относящейся к низам верхнего маастрихта (рис. 1; см. также Wagreich et al., 2003). Ситуация становится еще более запутанной, если учитывать совместное местонахождение *P. neubergicus* и *P. epiplectus* в Нойберге, где возраст вмещающих отложений определен как ранний маастрихт (Goolaerts, 2010).

В 1986 г. В. Кеннеди и Х. Зуммезбергер провели ревизию типового материала (Kennedy & Summesberger, 1986) и охарактеризовали *P. neubergicus* как вид, имеющий от 14 до 17 умбиликальных бугорков и от 48 до 60 вентральных ребер, с умбиликусом, составляющим 28–30% от диаметра раковины. Лектотип (GVA 185-8.1.6) имеет 50 вентральных ребер и 16 умбиликальных бугорков при максимальном диаметре 93 мм. Позднее Г. С. Один и др. (Odin et al., 2001) описали экземпляры этого вида, имеющие по 12–16 умбиликальных бугорков, 42–54 вентральных ребра и ширину умбиликуса 23–29% диаметра раковины. С. Холартс (Goolaerts, 2010) отнес к этому виду маленький экземпляр из отложений нижнего маастрихта (Ncham Member, Abiod Formation) северо-западного Туниса, скульптура которого характеризуется 12–14 умбиликальными бугорками, 50–60 вентральными ребрами и диаметром пупка, составляющим 25% диаметра раковины. В своей рабо-

те этот автор отмечает, что при идентификации вида нельзя опираться только на число ребер, особенно в тех случаях, когда материал сохранился только частично, и нет возможности увидеть всю скульптуру целиком. Конечно, можно просчитать общее число ребер на основании количества ребер на один оборот. Однако это «ловушка». Плотность ребер не может быть принята как величина постоянная. Чтобы обосновать это, Один и др. (Odin et al., 2001) ввели понятие «главного сектора между ребрами», то есть угол между двумя соседними ребрами. В попытке получить более узкий интервал внутривидовой изменчивости плотности ребер этот метод был опробован для представителей видов *Pachydiscus perfidus*, *P. n. neubergicus* и их «переходных» форм на материале, собранном в разрезах Терсис во Франции, Испании и Австрии. Холартс (Goolaerts, 2010) подверг сомнению данный метод и настоятельно рекомендовал не принимать во внимание никакие универсальные статистические параметры (такие как минимум, максимум, среднее значения и стандартное отклонение). Он построил диаграмму типа *box plot* на основании величин, определенных Одином и др. (Odin et al., 2001), и четко показал, что *P. perfidus* может быть отделен от *P. neubergicus* и, что «переходные» формы из Терсиса более близки к последнему. М. Махальский (Machalski, в печати) отметил, что «переходные» экземпляры из пограничного интервала кампан/маастрихт и выше ближе к *P. n. neubergicus*, а те, которые распространены ниже границы – к *P. perfidus* или к *P. armenicus*. Экземпляр GSO 210 из Терсиса (уровень III 115.2 м), т.е. самая нижняя находка *P. n. neubergicus* в разрезе Терсис, имеет 8 умбиликальных и 28–30 вентральных ребер на обороте при диаметре 78 мм, т.е. похож на плотно ребристые экземпляры из Нойберга. Диаграмма *box plot* на материале из Туниса (рис. 2) прекрасно иллюстрирует различия между *P. perfidus*, *P. n. neubergicus* и *P. armenicus*. На основании этих данных можно прийти к общему выводу о том, что позднекампанский *P. perfidus* является прямым предком *P. neubergicus*, о чем фактически говорили еще Кеннеди и Зуммезбергер (Kennedy & Summesberger, 1986). Они отмечали, что внутренние обороты *P. perfidus* демонстрируют сильное сходство с оборотами взрослых особей *P. neubergicus*, что предполагает педоморфическое происхождение последнего. Махальский (Machalski, в печати) на ма-

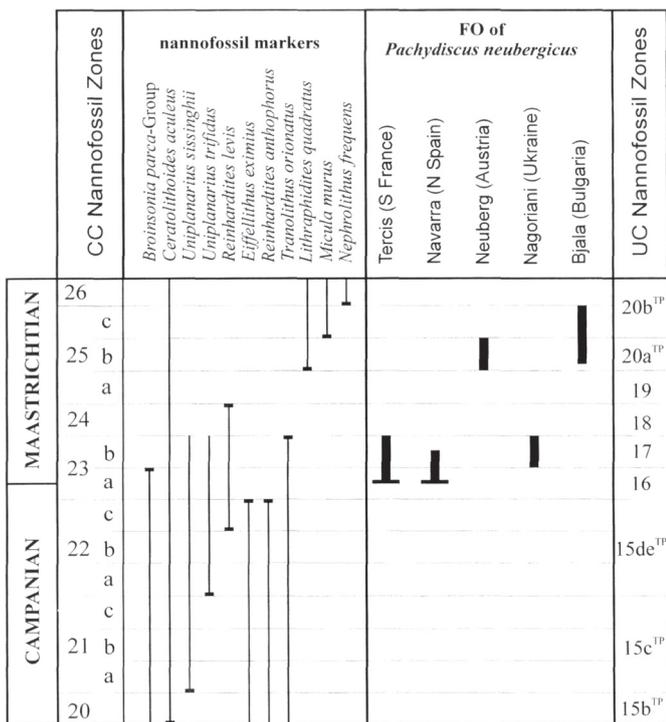


Рис. 1. Сопоставление уровней первого появления вида представителей вида *Pachydiscus neubergicus* в Южной Европе (по M. Wagreich et al., Netherlands Journal of Geosciences 2003. 82: fig. 2).

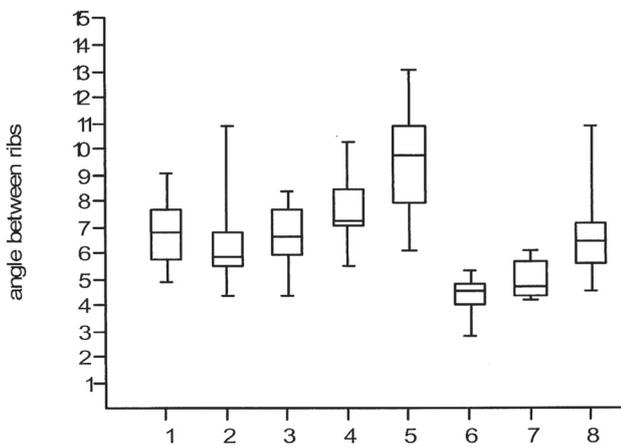


Рис. 2. *Box plotting* или ящик-с-усами, график распределения величины угла между ребрами у представителей видов *P. neubergicus* (1–4, 8), *P. perfidus* (5) и *P. armenicus* (6,7), собранных из маастрихтских отложений северо-западного Туниса (S. Goolaerts, неопубл. PhD, 2010).

териале из центральной Польши подтвердил данные предыдущих авторов (Niebuhr et al., 2011), которые сопоставляли первое появление *P. neubergicus* в разрезе Терсис с зоной *Belemnella obtusa* (= кровля зоны *Bele-*

*mnella lanceolata* s. lat.). Он показал, что первое появление *P. neubergicus* происходит значительно позже, чем первое появление *Belemnella lanceolata* (в разрезе на 12 м выше). Этот автор также отмечал, что существует частичное совпадение по количеству вентральных ребер между *P. perfidus* и *P. neubergicus*, как это видно на типовом экземпляре «*rarecostatus* Błaszkiwicz». Такие менее ребристые представители *P. neubergicus* появляются на разных уровнях маастрихта в Европе, что и подтверждают находки в Польше, Дании, Болгарии и северной Германии. Основываясь на польском материале, Махальский отмечает, что с увеличением роста раковины бугорки у *P. neubergicus* удлиняются, а ребра ослабевают, отдаляясь друг от друга на середине и на внешней части боковой стороны, оставаясь сравнительно узкими на латероventральной стороне. Так, экземпляр диаметром 120 мм имеет 14 умбиликальных бугорков и в среднем 38 вентральных ребер. Особое внимание уделено этим автором скорости изменения плотности вентральных ребер *P.* при диаметре 100 мм (Machalski, in press). Так, голотип *P. neubergicus rarecostatus* (MZ VIII Mc 501), фрагмokon которого достигает диаметра 140 мм, имеет умеренно инволютную раковину с умбиликусом 28% диаметра; на первой половине последнего сохранившегося оборота насчитывается восемь умбиликальных бугорков и 23 вентральных ребра. На внешнем обороте наблюдается ребристость, напоминающая таковую у крупных экземпляров из Нойберга. Однако *P. n. rarecostatus* имеет менее ребристую ядро по сравнению с экземплярами материала из Нойберга. Вместе с тем, экземпляры *P. neubergicus* с менее ребристыми раковинами на ранних и средних стадиях роста встречаются в верхнемеловых отложениях Европы, например, в Дании (нижний/верхний маастрихт), северной Германии (низы верхнего маастрихта), юго-восточных Нидерландах (нижний/верхний маастрихт) и восточной Болгарии (верхний маастрихт). Б. Нейбуhr и др. (Niebuhr et al., 2011) в разрезе Кронсмоор, северная Германия (фашии белого мела Бореальной области), зафиксировали первое появление *P. neubergicus* внутри нанозоны UC15 (на том же уровне, что и в разрезе Терсис). Отсюда следует, что считающийся раннемаастрихтским вид-индекс, белемнит *Belemnella lanceolata*, является позднекампанским и появляется примерно на 450 тыс. лет раньше границы между кампаном и маастрихтом, если определять ее по аммонитам. Первое появление *Belemnella pseudobtusa* (или *Belemnella obtusa*) является хорошим критерием для границы кампан/маастрихт в Бореальной области. По нанофоссилиям – это кровля зоны UC15, т.е., ранний маастрихт (Niebuhr et al., 2011). Таким образом, *P. neubergicus* имеет интервал стратиграфического распространения от зоны UC15 до кровли зоны UC20b, т.е. от самого раннего до позднего (но не самого позднего) маастрихта, что подтверждается находками этого вида в Европе (Дания, Северная Германия, Южная и Северо-Восточная

Бельгия, Юго-Восточные Нидерланды, Бискайский регион (Юго-Западная Франция, Северная Испания), Австрия, Польша, Чехия, Западная и Южная Украина, включая Крым), в Африке (Тунис, Нигерия), в Азии (Объединенные Эмираты, Оман, Транскавказский регион, Южная Индия, Белуджистан), в Северной и Центральной Америке (Нью Джерси, Калифорния, Мексика), в Южной Америке (?Эквадор) и на Мадагаскаре. Учитывая существенную диахронность распространения данного вида в Европе (Wagreich et al., 2003), если опираться на датировки по разным видам-индексам и данные по изотопам углерода, то в Бореальной области в качестве опорного при корреляции с GSSP (Терсис) нужно рассматривать разрез Кронсмоор.

Распространение подвида *P. n. dissitus* Henderson & McNamara, 1985, известного из Южной Африки (Ква-Зулу-Натал) и Австралии (отличается характерным орнаментом жилой камеры взрослых особей), ограничивается поздним маастрихтом бассейна Карнарвон, Австралия (Henderson & McNamara, 1985). В связи с последними находками *P. neubergicus* в раннем маастрихте Калифорнии (J.W. Haggart, персональное сообщение, 2011) его распространение в Тихоокеанском регионе также нуждаются в ревизии. Формы из этого региона, ранее определявшиеся как *P. neubergicus* (Верещагин и др., 1965; Yazikova, 1994), скорее всего, принадлежат к *P. kobayashii* Matsumoto & Morozumi, виду из «группы *jacquoti*». Другие представители этой группы известны из позднего маастрихта Южной Африки, Западной Австралии, Белуджистана и Южной Америки, где встречаются вместе с *P. australis* Henderson & McNamara, *P. jacquoti chilensis* Stinnesbeck и *P. noetlingi* Kennedy (Fatmi & Kennedy, 1999). Некоторые из этих форм морфологически близки к *P. neubergicus*, и вполне возможно, что некоторые предыдущие находки *P. neubergicus* в Юго-Восточной Европе (Крым) фактически принадлежат к *P. noetlingi*, который встречается, хотя и редко, в стратотипической области маастрихта. Формы «группы *neubergicus*» (*P. armenicus* Atabekian & Akopian (Атабекян & Акопян, 1969) и *P. gollevillensis* (d'Orbigny) с большим числом умбиликальных бугорков и вентральных ребер либо соответствуют *P. neubergicus* по диапазону распространения, либо моложе его.

## Список литературы

- Атабекян А.А., Акопян В.Т. Поздне меловые аммониты Армянской ССР (Pachydiscidae). Известия Академии Наук АССР, Науки о Земле, 1969. Вып. 6. С. 3-20.
- Верещагин В.Н., Кинасов В.П., Паракецов К.В., Терехова Г.П. Полевой атлас меловой фауны северо-востока СССР. Магаданское книжное издательство, 1965. 215 с.
- Найдин Д.П. Еще раз о границе между кампанским и маастрихтским ярусами. Статья 2. Стратиграфический потенциал *Pachydiscus neubergicus* (Hauer). Бюл. МОИП. Отд. геол. 2002. Т. 77. Вып. 4. С. 33-45.
- Fatmi A.N., Kennedy W.J. Maastrichtian ammonites from Balochistan, Pakistan. Journal of Paleontology, 73. 1999. P. 641–662.
- Goolaearts S. Late Cretaceous ammonites from Tunisia: chronology and causes of their extinction and extrapolation to other areas. Aardkundige Mededelingen 21. 2010. xii + 220 pp.
- Henderson R.A., McNamara K.J. Maastrichtian non-heteromorph ammonites from the Miria Formation, Western Australia. Palaeontology, 28.1985. P. 35–88.
- Kennedy W.J., Summesberger H. Lower Maastrichtian ammonites from Neuberg, Steiermark, Austria. Beiträge zur Paläontologie von Österreich 12. 1986. 181–242
- Machalski M. Stratigraphically important ammonites from the Campanian–Maastrichtian boundary interval of the Middle Vistula River section, central Poland. Acta Geologica Polonica, 61 (в печати).
- Niebuhr B., Hampton M.J., Gallagher L.T., Remin Z. Integrated stratigraphy of the Krons Moor section (northern Germany), a reference point for the base of the Maastrichtian in the Boreal Realm. Acta Geologica Polonica 61. 2011. 193–214,
- Odin G.S., Courville P., Machalski M., Cobban W.A. The Campanian–Maastrichtian fauna from Tercis (Landes, France); a synthetic view. In: Odin G.S. (ed.): The Campanian–Maastrichtian stage boundary. Characterisation at Tercis les Bains (France) and correlation with Europe and other continents. Developments in Palaeontology and Stratigraphy. 2001. 19: 550–567,
- Wagreich M., Kuchler T., Summesberger H. Correlation of calcareous nannofossil zones of the local first occurrences of *Pachydiscus neubergicus* (von Hauer, 1858) (Ammonoidea) in European Upper Cretaceous sections. Netherlands Journal of Geosciences 82. 2003. 283–288.
- Yazikova (= Yazykova) E.A. Maastrichtian ammonites and biostratigraphy of the Sakhalin and the Shikotan Islands, Far Eastern Russia. Acta Geologica Polonica. 1994. 44. 277–303.

## THE COMPLICATED STORY OF SPECIES PACHYDISCUS (PACHYDISCUS) NEUBERGICUS (VON HAUER, 1858) AND STATE OF THE PROBLEM IN PRESENT

J.W.M. Yagt, S. Hollarts, M. Machalski, E.A. Yagt-Yazikova

The history of making changes in the taxonomical status, geological and geographical distribution of *Pachydiscus* (*Pachydiscus*) *neubergicus* (Von Hauer, 1858) from the Maastrichtian of Europe and other regions is discussed.

## К РЕВИЗИИ АММОНИТОВ РОДА *PARACADOCERAS* (*CARDIOSERATIDAE*) ИЗ ВЕРХНЕГО БАТА И НИЖНЕГО КЕЛЛОВЕЯ ВОСТОЧНОЙ ГРЕНЛАНДИИ

Д.Б. Гуляев

Ярославское региональное отделение Российского геологического общества, Ярославль  
dgulyaev@rambler.ru

Разрез среднеюрских отложений Восточной Гренландии (преимущественно Земля Джемсона) является в целом наиболее стратиграфически полным и хорошо палеонтологически охарактеризованным в пределах Бореальной (Арктической) палеобиогеографической области и служит основой для так называемого Бореального зонального стандарта. Благодаря присутствию во многих комплексах ортостратиграфической группы аммонитов помимо высокобореальных *Cardioseratidae* низкобореальных *Kosmoseratidae* и даже редких тетических по происхождению *Orpelliinae* и *Megaserphalitinae* восточно-гренландский разрез играет роль ключевого при корреляции морской средней юры бореальных и прилегающих суббореальных районов.

До настоящего времени наиболее полной публикацией по среднеюрским аммонитам Восточной Гренландии остается вышедшая 80 лет назад работа Л. Спэ-та (Spath, 1932). Во второй половине XX в. наибольший вклад в изучение аммонитов и стратиграфии восточно-гренландской средней юры внес Дж. Кэлломон. Результаты многолетней работы были резюмированы им в небольшой сводке (Callomon, 1993), являющейся лишь наброском потенциального основательного труда, который так и остался незавершенным до кончины Кэлломона в 2010 г.

В 2009 г. М.А. Рогов (ГИН РАН) с одобрения Кэлломона (in epist.) провел цифровую фотодокументацию восточно-гренландских аммонитов (сканирование и цифровое фотографирование раковин в латеральной и вентральной проекциях) из хранящейся в Геологическом музее Копенгагенского университета коллекции Кэлломона, составленной автором преимущественно по собственным сборам, а также по сборам Т. Биркелунд и других исследователей. В процессе этой работы мы с Роговым поддерживали визуальную связь через Интернет в программе Skype™. Впоследствии копии всех материалов были переданы мне для изучения.

В настоящей работе проводится ревизия аммонитов рода *Paracadoceras* из верхнего бата и нижнего келловоя Восточной Гренландии, основанная как на опубликованных данных, так и в значительной мере на материалах коллекции Кэлломона; в ней по изображениям проанализировано 132 экз. кардиоцератид из рассматриваемого стратиграфического интервала, среди них 46 экз. могут быть уверенно отнесены к *Pa-*

*cadoceras*, все они имеют четкую стратиграфическую привязку. Особенности филогении *Paracadoceras* и его значение для расчленения и корреляции пограничных отложений бата и келловоя бореальных и суббореальных районов рассматривались ранее (Гуляев, 2009, 2011).

В восточно-гренландских разрезах представители *Paracadoceras* распространены в интервале четырех зон: *Variabile*, *Calyx*, *Apertum* и *Nordenskjoldi* (рис.). Из одиннадцати установленных в этих зонах Кэлломон (Callomon, 1993, 2004) аммонитовых “фаун” (биогоризонтов) — f20–f30: в f20–f22 и f28–f30 *Paracadoceras* численно доминируют; в f24–f26 — отмечаются редко, уступая первенство параллельно эволюционировавшим *Cadoceras*; в f23 и f27 — не выявлены (изображенный ранее “*P. ex gr. ammon*” (Гуляев, 2011) из биогоризонта *K. vardekloeftensis* (f23), по-видимому, относится к *Cadoceras calyx*). Анализ изменчивости восточно-гренландских *Paracadoceras* в сопоставлении с изменчивостью параллельных представителей *Paracadoceras* из других регионов свидетельствует, что в каждой “фауне” достоверно присутствует лишь один вид-макроконх этого рода (исключение составляет лишь сконденсированный из “двух слегка разновозрастных фаун” комплекс f21 (Callomon, 1993, p. 102)). Внутри-видовая изменчивость проявляется как по эволюционно устойчивым признакам (вздутость раковины в обратной корреляции с наклоном и изогнутостью ребер), так и по эволюционно динамичным (направленным) признакам (наличие в стратиграфически не дифференцируемой выборке форм, обладающих в разной степени выраженным комплексом прогрессивных или архаичных признаков).

Характер эволюционных изменений восточно-гренландских *Paracadoceras* неоднозначен. Заложившаяся ещё у поздних *Arcticoceras gr. cranosephaloide* эволюционная тенденция на уменьшение инволютности оборотов устойчиво сохраняется. Это постепенно приводит к формированию полуэволютной взрослой раковины у терминального в филолинии *P. nordenskjoldi*. В тоже время эволюция скульптуры дважды рекурирует. У последовательных *A. gr. cranosephaloide* и хроноподвидов *P. variabile* происходит постепенное ослабление и сглаживание вторичных ребер (BP) на конечной жилой камере (КЖК), а у *P. barnstoni* КЖК

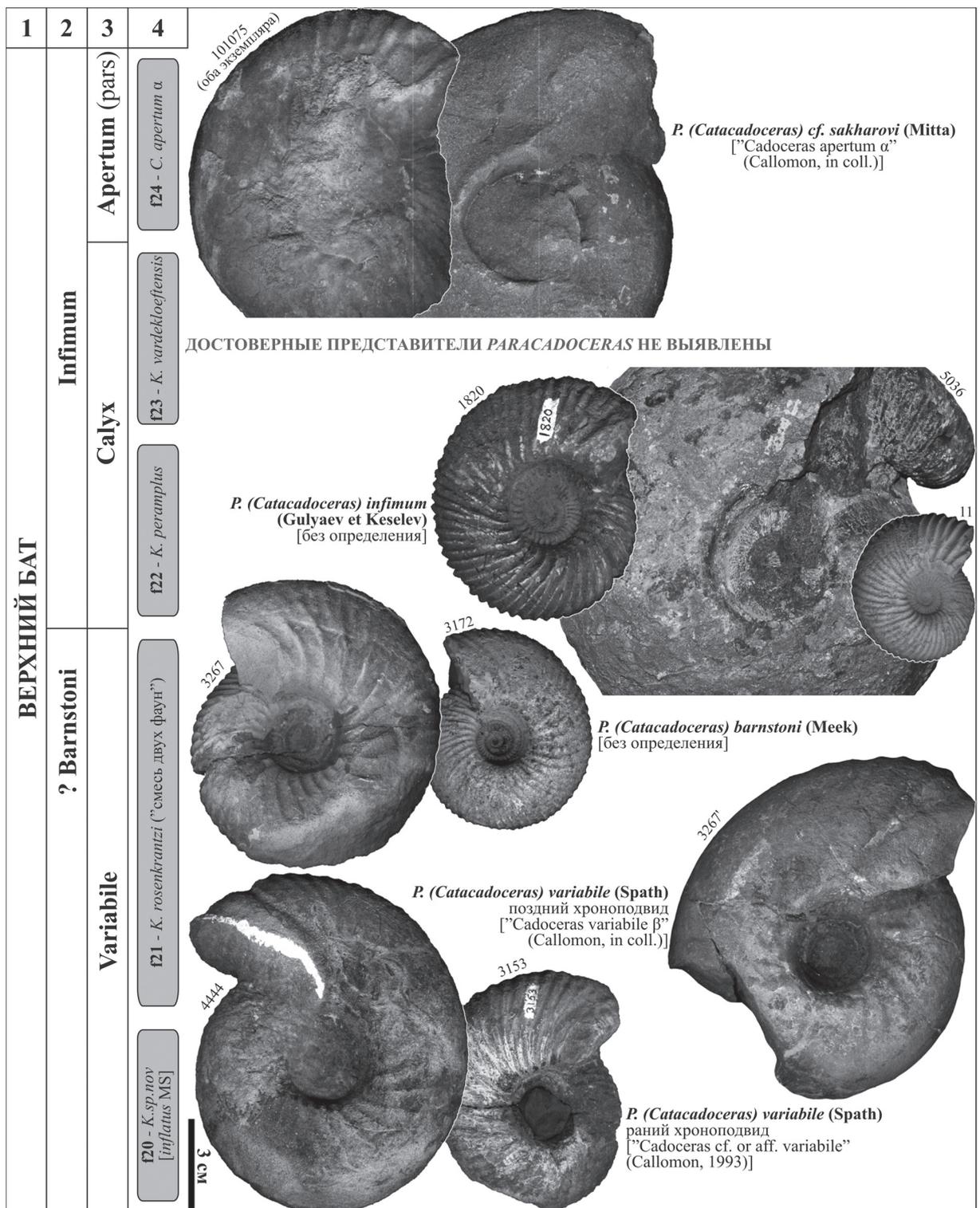
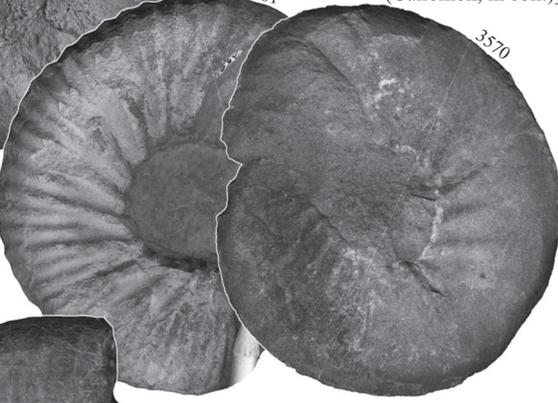
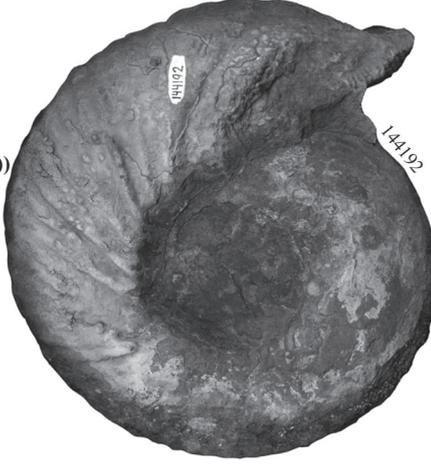


Рис.1. Последовательность представителей *Paracadoceras* в верхнем бате и нижнем келловее Восточной Гренландии. 1 – подъярусы, 2 – зоны Европейской России (по Гуляев, 2009, 2011), 3 – зоны Восточной Гренландии (по Callomon, 1993, 2004), 4 – “фауны” аммонитов (по l.c.). Все образцы изображены в одном масштабе  $\times 0.5$  (мерный отрезок – 3 см), рядом с изображениями проставлены коллекционные номера (Геол. музей Копенгагенского ун-та), в квадратных скобках приведены определения с этикеток. Сокращения: С. – Cadoceras, К. – Kepplerites, P. – Paracadoceras.

1	2	3	4
<b>НИЖНИЙ КЕЛЛОВЕЙ</b>			
<b>Subpatruus (pars)</b>		<b>Nordenskoeldi</b>	
<b>Elarmae</b>		<b>Aperturn (pars)</b>	
		f30 - <i>P. nordenskoeldi</i> β	 <p><i>P. (Opisthocadoceras subgen.nov. MS) nordenskoeldi</i> (Callomon et Birkelund)                      поздний хроноподвид                      ["Cadoceras nordenskoeldi β"                      (Callomon, in coll.)]</p>
		f29 - <i>P. nordenskoeldi</i> α	 <p>[5581 - "Cadoceras nordenskoeldi α",                      3570 - "Cadoceras aff. breve"                      (Callomon, in coll.)]</p>
		f28 - <i>P. cf. aff. breve</i>	 <p><i>P. (Opisthocadoceras subgen.nov. MS) sp. nov. B</i>                      [4483 - "Cadoceras sp., aff. apertum",                      3522 - "Cadoceras cf. breve"                      (Callomon, in coll.)]</p>
		f27 - <i>K. tenuifasciculatus</i>	<p>ПРЕДСТАВИТЕЛИ <i>CARDIOCERATIDAE</i> НЕ ОТМЕЧЕНЫ</p>
		f26 - <i>C. apertum</i> γ	 <p><i>P. (Opisthocadoceras subgen.nov. MS) sp. nov. A</i>                      (cf./aff. "catostoma Pomp." sensu Imlay, 1953 (pars))                      ["Cadoceras cf. apertum" (Callomon, in coll.)]</p>
		f25 - <i>C. apertum</i> β	 <p><i>P. (?Rossicadoceras subgen.nov. MS) cf. poultoni</i> Gulyaev                      ["Cadoceras apertum β" (Callomon, in coll.)]</p>

3 см

вновь почти полностью или полностью покрывается ВР. У *P. infimum* этот признак крайне неустойчив и зависит от общей фетализованности взрослой раковины, но даже у самых “плезиоморфных” экземпляров этого вида ВР на КЖК выражены заметно слабее, чем у *P. barnstoni*. Тенденция к редукции ВР на КЖК приводит к почти полному их сглаживанию на последнем обороте у *P. cf. roultoni*. У последующих видов ВР постепенно вновь начинают покрывать взрослую раковину и усиливаться. В результате формируется необычно грубо-ребристый *P. nordenskjöldi*, хотя и среди экземпляров этого вида (особенно, раннего хроноподвида) нередки формы с в разной степени ослабленными ВР на КЖК, ранее определявшиеся как “*P. cf. elatmae*” (Гуляев, 2011).

Таким образом, поздние восточно-гренландские *Paracadoceras* представляют весьма своеобразную филолинию и заслуживают обособления в новый подрод (Гуляев, 2011), условно именованный здесь, как *Cadoceras* (*Opisthocadoceras*) subgen. nov. MS (материалы находятся в печати).

Восточно-гренландскую последовательность *Paracadoceras* до момента дивергенции (*P. gr. roultoni*) на провинциальные филолинии можно надежно сопоставить по идентичности и сходству представителей с последовательностями *Paracadoceras* Канадской Арктики и Европейской России (Гуляев, 2011) (*P. cf. sakharovi* (здесь) = “*P. cf./aff. ammon*” (Гуляев, 2009, 2011)). Выше такая корреляция затруднительна, хотя представители *Cadoceras* (*Opisthocadoceras*), несомненно, близки к формам, описанным из низов келловея юга Аляски как “*Cadoceras catostoma* Pomp.” (Imlay, 1953); кроме того,

восточно-гренландский биогоризонт “*P. cf./aff. breve*” уверенно сопоставляется с восточно-европейским биогоризонтом *P. elatmae* по присутствию *Macrocephalites cf. prosekensis* (Гуляев, 2011).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 09-05-00456).

### Список литературы

Гуляев Д.Б. Эволюция и стратиграфическое значение среднеюрского бореального рода *Paracadoceras* (*Cardioceratidae*, *Ammonoidea*) // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2009. С. 107–109.

Гуляев Д.Б. Эволюция аммонитов рода *Paracadoceras* и инфразональная корреляция пограничных отложений бата и келловея бореальных районов // Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов: Материалы науч. сессии (18–22 апр. 2011 г.): в 2 т. Т. I. Мезозой. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2011. С.74–78.

Callomon J.H. The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // *Bull. geol. Soc. Denmark*. 1993. V. 40. P. 83–113.

Callomon J.H. Description of a new species of ammonite, *Keplerites tenuifasciculatus* n. sp., from the Middle Jurassic, Lower Callovian of East Greenland // *Geol. Surv. Denmark and Greenland*. 2004. Bull. 5. P. 42–49.

Imlay R.W. Callovian (Jurassic) Ammonites from the United States and Alaska. Part 2. Alaska Peninsula and Cook Inlet Regions // *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 1953. № 249-B. P. 41–108.

Spath L.F. The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland) // *Medd. Groenland*. 1932. V. 87. № 7. 158 p.

## ON THE REVISION OF AMMONITES OF THE GENUS PARACADOCERAS (CARDIOCERATIDAE) FROM THE UPPER BATHONIAN AND LOWER CALLOVIAN OF EAST GREENLAND

D.B. Gulyaev

The succession of ammonites of the genus *Paracadoceras* from the Upper Bathonian and Lower Callovian of East Greenland is considered. The main evolutionary trends are highlighted. Until the early Callovian the lineage of *Paracadoceras* in the East Greenland region is typical for the Boreal Realm as a whole. Then its evolution is directed to the unique eudemic way in which the semi-evolute coarsely-ribbed shell of *Paracadoceras gr. nordenskjöldi* is formed. These unusual *Paracadoceras spp.* are very close to the *Paracadoceras gr. catostoma* (sensu Imlay) from the Lower Callovian of Southern Alaska.

## ЭНДЕМИЧНАЯ ВЕТВЬ PHYLLOCERATIDA (AMMONOIDEA) АРКТИЧЕСКОГО МЕЗОЗОЯ

Ю.С. Репин

Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт (ВНИГРИ),  
Санкт-Петербург, Россия, tvdmitrieva@vnigri.ru

Ранее (Репин и др., 1998) было установлено эндемичное надсемейство *Voreophyllocerataceae* в составе двух семейств: монотипического *Voreophylloceratidae* и *Yukagiritidae*, объединяющего два новых рода — *Yukagirites* и *Kolymophylloceras*. В настоящий момент выделен новый род — *Anabaroceras* Repin, обладающий признаками внутреннего строения раковины типичных юкагиритид, но резко отличающийся от них характером лопастной линии. Последнее заставляет рассматривать его представителем самостоятельного подсемейства в составе *Yukagiritidae*.

Надсемейство *Voreophyllocerataceae*  
Alexeev et Repin, 1998.

Семейство *Yukagiritidae* Repin, 1998

Подсемейство *Anabaroceratinae* Repin, subfam.nov.

Род *Anabaroceras* sp.nov.

*Название рода* от р. Анабар.

*Типовой вид.* *A. anabarium* sp. nov.; р. Попига́й; верхний валанжин.

*Диагноз.* Раковина среднего размера, с высокоовальными оборотами и очень узким пупком (Табл. I, фиг. 5). Боковые стороны умеренно выпуклые, плавно соединяются с округленной достаточно широкой вен-

тральной стороной. Протоконх округлый, крупный (Табл. II, фиг. 5), сифон занимает вентрально-краевое положение во второй половине первого оборота. Септальные трубки становятся прохонитовыми в середине первого оборота.

*Состав.* Типовой вид.

*Сравнение.* От *Kolymophylloceras* и *Yukagirites* отличается более узким пупком, а главное, характером лопастной линии, имеющей широкие мелкорассеченные седла с субквадратными очертаниями и узкими лопастями. (табл. I, фиг. 5).

*Anabaroceras anabarium* sp.nov.

Табл. I, фиг. 5; табл. II, фиг. 5; рис.1

*Голотип* — музей ВНИГРИ, №836/199, фрагмент; р. Попига́й; верхний валанжин.

*Диагноз.* Как у рода.

*Лопастная линия.* (рис. 1)

Систематический состав *Phylloceratida* представлен на рис. 2.

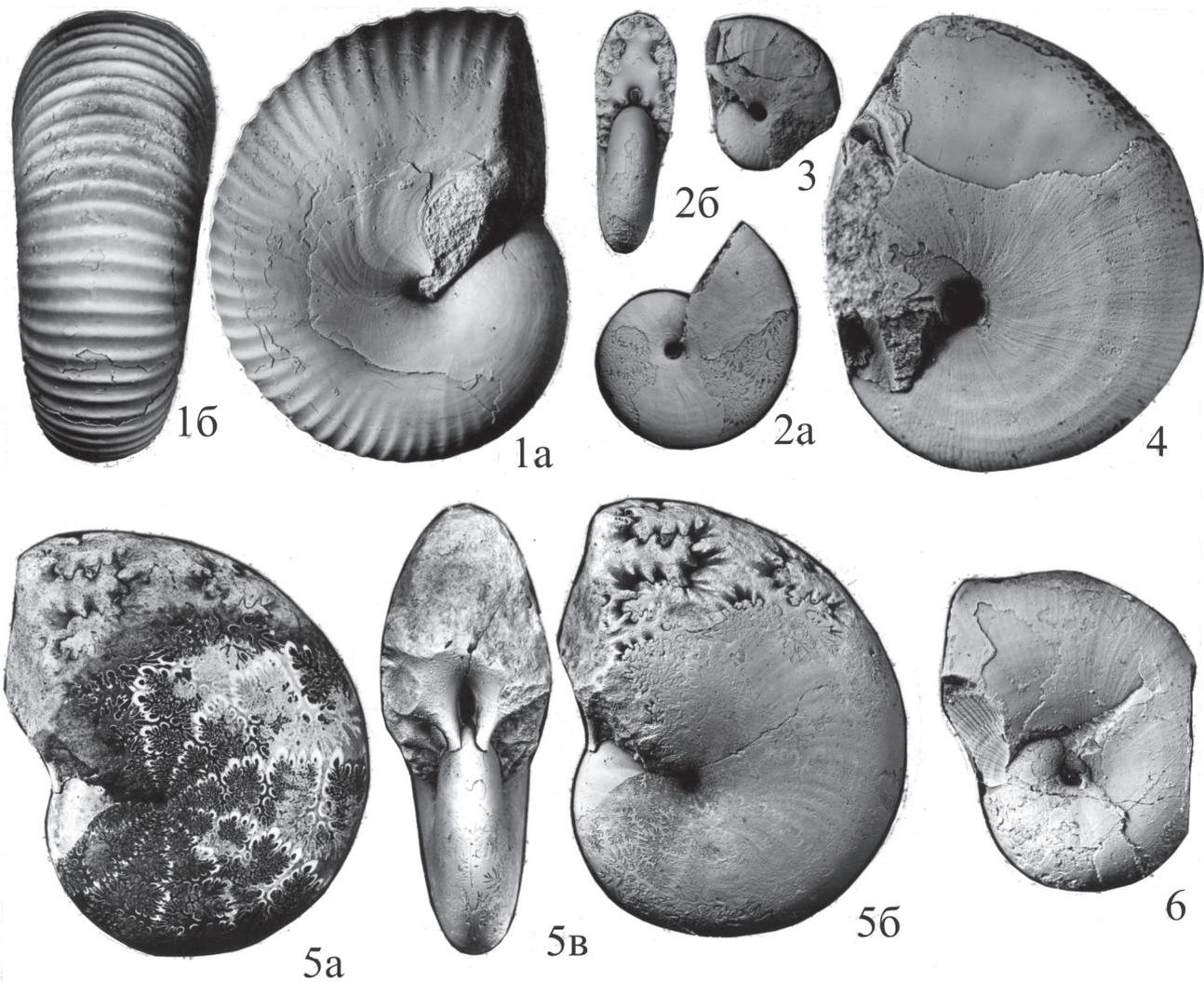
### Список литературы

Репин Ю.С., Меледина С.В., Алексеев С.Н. Представители *Phylloceratida* (Ammonoidea) из нижней юры Северо-Восточной Азии // Палеонтол. журн., 1998, №5, с. 26–37.

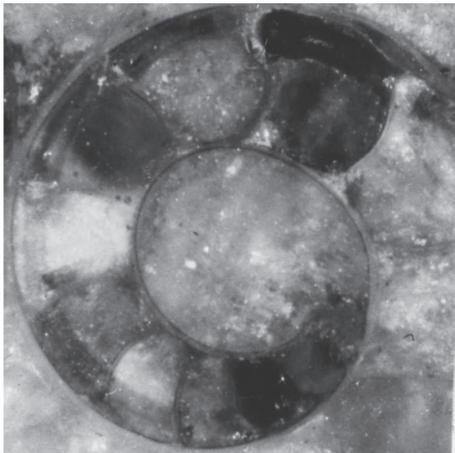
## THE ENDEMIC BRANCH OF THE PHYLLOCERATIDA (AMMONOIDEA) OF ARCTIC MESOZOIC

Yu.S. Repin

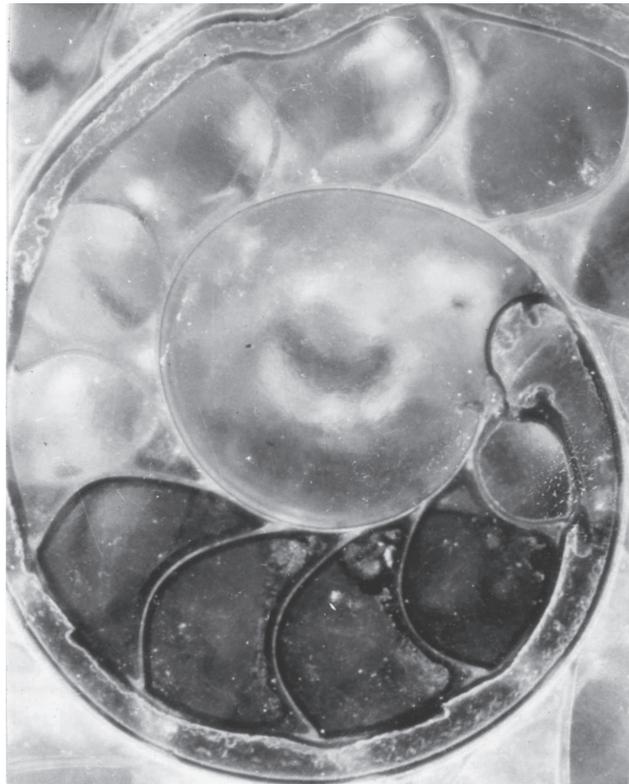
The diagnosis of new genera *Anabaroceras* Repin, gen.nov. from the Upper Valanginian and the illustrations of the type species *Anabaroceras anabarium* Repin, sp.nov. are presented.



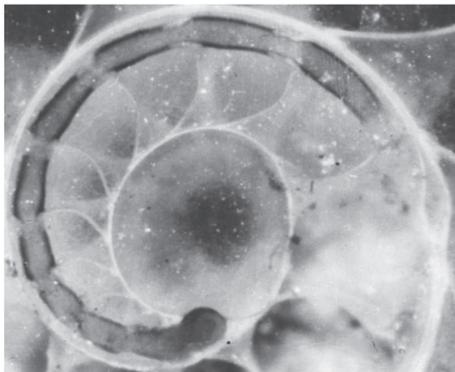
1. *Boreophylloceras praefundibulum* (Vor.). Экз. 836/101 ( $\times 1$ ): 1a – сбоку, 1б – с вентра; р. Анабар; берриас, зона meseznikowi. 2. *Platyphylloceras taimyrense* Repin. Экз. 836/117 ( $\times 1$ ), голотип, фрагмокон: 2a – сбоку, 2б – с вентра; Восточный Таймыр; нижний келловей. 3. *Yukagirites bojarkensis* Repin. Экз. 836/118 ( $\times 3$ ), голотип, сбоку; р. Анабар; нижний валанжин. 5. *Anabaroceras anabarum* Repin. Экз. 836/119 ( $\times 1$ ), голотип, фрагмокон: 5а – сбоку, без опыления, виден характер лопастной линии, 5б – сбоку, с опылением, 5в – с устья; р. Попигай; верхний валанжин. 6. *Kolymorphylloceras turomchense* Repin. Экз. 836/71 голотип, сбоку; р. Малая Туромча; нижний геттанг, зона planorbis.



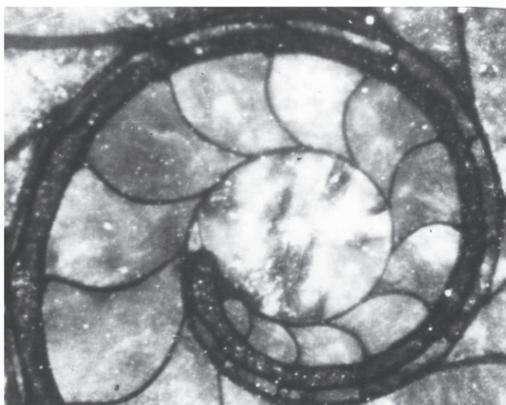
1. *Platyphylloceras taimyrense*



2. *Boreophylloceras praeinfundibulum*

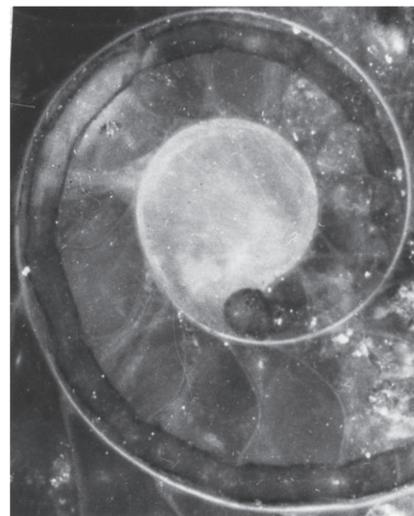


3. *Yukagirites molodoensis*



4. *Kolymophylloceras turomchense*

1 мм



5. *Anabaroceras anabarum*

Протоконх и первый оборот. Все –  $\times 50$ .

*Platyphylloceras taimyrense* Repin; голотип; Восточный Таймыр; нижний келловей.

*Boreophylloceras praeinfundibulum* (Vor.); р. Анабар, берриас, зона *mesznikowi*.

*Yukagirites molodoensis* Repin; голотип; р. Молодо; верхний плинсбах, зона *vilgensis*.

*Kolymophylloceras turomchense* Repin; голотип; бассейн р. Гижиги; нижний геттанг, зона *planorbis*.

*Anabaroceras anabarum* Repin; голотип; бассейн р. Попигай; верхний валанжин.



**БИОСТРАТИГРАФИЯ, БИОГЕОГРАФИЯ, ТАФНОМИЯ****О НАХОДКЕ ЭЙФЕЛЬСКИХ АММОНОИДЕЙ В УЗБЕКИСТАНЕ**С.В. Николаева<sup>1</sup>, И.А. Ким<sup>2</sup>, Ф.С. Каримова<sup>2</sup><sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН<sup>2</sup>ОАО «Регионалгеология», Ешонгузар, Зангиатинский район, Ташкентская обл., 111800, Узбекистан  
44svnikol@mail.ru

Эйфельские аммоноидеи до сих пор не были описаны из Узбекистана. Сведения о них ограничивались редкими упоминаниями в стратиграфических сводках (Богословский, 1982) и геологических отчетах (Черкашенко и др., 1986). Изученные аммоноидеи происходят из изаской свиты Центральных Кызылкумов (горы Аристантау, Узбекистан), где они найдены совместно с брахиоподами, конодонтами и тентакулитами. Коллекция аммоноидей (№ 5440) хранится в Палеонтологическом институте РАН.

**Состав комплекса аммоноидей**

Комплекс содержит *Fidelites occultus* (Barrande, 1865), *Fidelites fidelis* (Barrande, 1865), *Fidelites clariondi* (Petter, 1959), *Paraphyllites* aff. *tabuloides* (Barrande, 1865), *Agoniatites* aff. *bicanaliculatus* (Sandberger, 1856), *Subanarcestes macrocephalus* (Barrande), *Cabrieroceras* sp. и др. Этот комплекс сопоставляется с таковым нижне-эйфельской зоны *Subanarcestes macrocephalus* в Марокко (MD-1D) (Hollard, 1974; Becker, House, 1994; 2000; Klug, 2002; Becker et al., 2004; Ebbinghausen и др., 2011 и др.), с таковым из зоны MD-1D (слои Nohn) в Эйфельских горах (см. лит. в Ebbinghausen и др., 2011), с комплексом из второй пачки афонинской свиты (р. Елец на Полярном Урале) (Цыганко, 2008). Находки *Fidelites* также отмечены в долине Саура (Saoura) в Алжире (Petter, 1959; Göddertz, 1987), в Кантабрийских горах Испании (Montesinos, 1987, 1988), в Арморианском массиве Бретани (Babin, 1989). В провинции Гуанси (Guangxi) в Китае установлены *Fidelites occultus* и *Subanarcestes* cf. *macrocephalus* (последний вид первоначально был определен как *Werneroceras* sp.) (Bai et al., 1982; Becker, House, 1994).

Отличием кызылкумского комплекса от большинства вышеуказанных являются отсутствие рода *Pinacites*, который впервые появляется во многих других районах в самом основании эйфеля (зона MD-1C), то есть непосредственно ниже зоны *Subanarcestes macrocephalus* и продолжается выше, в зону *Subanarcestes macrocephalus*. В некоторых районах, например в Баррандиене и в Тафилалте (Марокко), выше по разрезу эйфеля встречается и родственный ему род *Exopinacites*. Отсутствие в изученном районе *Pinacites* и других представителей *Pinacitidae* на фоне довольно богатого комплекса

зоны *Subanarcestes macrocephalus* пока не находит объяснения, поскольку этот род широко распространен в Западной Европе, Северной Африке, встречен на Аляске, в Турции, в Кузбассе и на Салаире и в Китае и считается самым типичным эйфельским родом.

**Датировка комплекса и сопоставление с зонами по другим группам**

Совместно с аммоноидеями обнаружены конодонты и тентакулиты, что позволяет установить точное положение изученного комплекса относительно границы эмса и эйфеля, которая проводится по конодонтам, и сопоставить три зональные шкалы (аммоноидеи, конодонты, тентакулиты). Нижняя граница эйфеля и одновременно основание среднего девона по решению Международной Комиссии по Стратиграфии проводится по появлению конодонтов вида *Polygnathus costatus partitus*, со стратотипом в разрезе Веттельдорф Рихтшнитт (Welletdorf Richtschnitt) в Германии. В Аристантау в комплексе с аммоноидеями установлены конодонты: *Polygnathus costatus costatus* Klapper, *Polygnathus costatus partitus* Klapper, *P. costatus patulus* Klapper и др. Данный комплекс указывает на нижнюю часть конодонтовой зоны *costatus*. В слоях непосредственно ниже слоя с аммоноидеями установлены тентакулиты зоны *Nowakia sulcata* (Черкашенко и др., 1986).

**Эволюция аммоноидей в хотечское время**

Хотечским событием называют резкую смену литологического состава пород с мелководных на глубоководные и появление массовых элементов пелагической фауны непосредственно выше границы эмса и эйфеля, проводимой по появлению конодонтов *P. costatus partitus*. В разных районах на этом уровне появляются или черные сланцы, или черные известняки с алевролитами, или переслаивание тех и других. Это событие примерно соответствует по времени фазам *Pinacites jugleri* и *Subanarcestes macrocephalus*. Но одноименные зоны установлены в пределах одного разреза не везде. Обе зоны выделяются в Баррандиене (Becker, House, 2000 и др.) и в Марокко (Klug, 2002; Becker, House, 1994; 2000). В Германии отсутствует *S. macrocephalus* и поэтому выделение двух зон в хотечских слоях там пока невозможно (соответственно выделяется единая

зона *Pinacites jugleri*). В Узбекистане ситуация другая, здесь пока не обнаружен род *Pinacites*, поэтому в хотечских слоях здесь мы выделяем только зону *Subanarcestes macrocephalus*. Род *Pinacites* встречен в Кузбассе и Китае (Богословский, 1969; Ebbinghausen et al., 2011), там давно выделяется зона *Pinacites jugleri*, но совсем недавно на Салаире были обнаружены *Subanarcestes* и *Fidelites* (Ebbinghausen et al., 2011; устное сообщение Н.Н. Бахарева), что, вероятно, позволит выделить там обе зоны.

Б.И. Богословский (1969), Ю. Кульман (Kullmann, 1973), И. Хлупач и В. Турек (Chlupáč, Turek, 1983), М. Хаус (House, 1989, 1996) и Р.Т. Беккер и Хаус (Becker, House, 1994, 2000) отмечали, что с хотечским событием связано постепенное вымирание семейств *Mimagoniatiidae* и *Mimosceratidae*, а также рода *Sellanarcestes*. С повсеместным отложением черных сланцев в фазу *Pinacites jugleri* связан краткий расцвет семейства *Pinacitidae*, за которым последовало последующее увеличение разнообразия *Agonitidae* (*Fidelites*, *Foordites*), *Sobolewiidae* (*Sobolewia*) и *Werneroceratidae* (*Wendtia*). В пределах Туркестанского океана пока не установлены ни род *Pinacites*, ни его потомок *Exopinacites*. Скорее всего, *Pinacitidae*, появившись во многих бассейнах Армориканской области (Западная Европа и Северная Африка) продвинулись на северо-восток - в Кузбасс, Салаир и Китай, но постепенно вымерли, не оставив потомков. В целом это семейство представляло тупиковую ветвь развития агониатитид и, вероятно, было оппортунистическим таксоном, существование которого стало возможным благодаря тому что глубоководные обстановки были менее благоприятными для других *Agonitidae* и для *Anarcestoidea*. Последние постепенно восстановились в позднехотечское время и постепенно вытеснили *Pinacitidae*.

Беккер и Хаус (Becker, House, 1994, 2000) отметили, что в генозоне *Subanarcestes macrocephalus* не появляется новых родов. Тем не менее, в кызылкумском разрезе первые *Cabrierocheras* появляются уже в зоне *Subanarcestes macrocephalus*. Похожие данные приводит и Клюг (Klug, 2002) по разрезам Марокко. *Cabrierocheras* и другие вернероцератиды постепенно заселили обширные территории и исчезли только после новой, гораздо более значительной качаской трансгрессии на границе эйфеля и живета.

Клюг (Klug, 2002) изучил хронику появления и распространения таксонов аммоноидей, конодонтов и тентакулитов в раннем эйфеле Марокко и сравнил полученные данные с другими регионами. Он предположил, что появление новых таксонов пелагических организмов в хотечское время связано с изменившимися экологическими условиями в бассейне. Действительно, что в основании зоны *Pinacites jugleri* в разнофациальных толщах одновременно появляются и быстро распространяются новые таксоны конодонтов, тентакулитов и аммоноидей, что, вероятно, указывает что трансгрессивное хотечское событие создало благо-

приятные условия для развития пелагической фауны в целом. За этим последовала фаза устойчивого развития и диверсификации сообществ аммоноидей. Наши наблюдения в целом подтверждают выводы Клюга, хотя имеются и региональные отличия в комплексах. Следует отметить, что позднехотечские таксоны аммоноидей (*Subanarcestes*, *Fidelites*) отличались более длительным временем существования, чем *Pinacites*, что вероятно связано с более стабильными условиями, существовавшими в бассейнах до конца эйфеля (прогрессивное углубление и стабильно высокие темпы седиментации).

Статья подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

## Список литературы

- Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1969. Т. 124. 341 с.
- Богословский Б.И. Раннедевонские и эйфельские аммоноидеи СССР, объем и зональное расчленение эйфельского яруса // Биостратиграфия пограничных отложений нижнего и среднего девона. Л.: Наука, 1982. С. 23–26.
- Цыганко В.С. «Инфрадоманик» в среднем девоне на западном склоне Полярного Урала // Литосфера. 2008. № 2. С. 67–69.
- Черкашенко Н.В., Ларин Н.М., Каримова Ф.С. и др. Отчет по теме: Биостратиграфия среднего-верхнего девона Центральных Кызылкумов (горы Тамдытау и Аристантау) района за 1983–1986. Фонды Мингео. Уз.ССР, 1986.
- Babin C. Les goniatites du Devonien du Synclinorium median Armorica et leur signification paleobiogeographique // Palaeontographica. Abt. A. 1989. V. 206. P. 25–48.
- Bai S.-L., Bai Z.-Q., Ma X.-P., Wang D.-R. & Sun Y.-L. Devonian events and biostratigraphy of South China. Conodont zonation and correlation, bio-event and chemo-event, Milankovitch cycle and nickel-episode. Beijing: Beijing University Press, 1994. 303 pp.
- Becker R. T., Bockwinkel J., Ebbinghausen V., Aboussalam Z. S., El Hassani A. & Nübel H. Lower and Middle Devonian stratigraphy and faunas at Bou Tserfine near Assa (Dra Valley, SW Morocco) // El Hassani, A. (Ed.). Devonian neritic-pelagic correlation and events in the Dra Valley (Western Anti-Atlas, Morocco), International Meeting on Stratigraphy, Rabat, March 1–10, 2004. Documents de l'Institut Scientifique, V. 19. P. 90–100.
- Becker R.T., House M.R. International Devonian goniatite zonation, Emsian to Givetian, with new records from Morocco // Cour. Forschung.-Inst. Senckenberg. 1994. V. 169. P. 79–135.
- Becker R.T., House, M.R. Devonian ammonoid zones and their correlation with established series and stage boundaries // Cour. Forsh.-Inst. Senckenberg. 2000. V. 220. P. 113–151.
- Chlupac I., Turek V. Devonian goniatites from the Barrandian area, Czechoslovakia. Rozpr. Ustred. Ustav. Geol. 1983. T. 46. P. 1–159.
- Ebbinghausen V., Becker R.T., Bockwinkel J. Emsian and Eifelian ammonoids from Oufrene, eastern Dra Valley (Anti-Atlas, Mo-

rocco) – taxonomy, stratigraphy and correlation // N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 2011. V. 259. № 3. P. 313–379.

*Göddertz B.* Devonische Goniatiten aus SW-Algerien und ihre stratigraphische Einordnung in die Conodonten-Abfolge // Palaeontographica, Abt. A. 1987. B. 197(4–6), S. 127–220.

*Hollard H.* Recherches sur la stratigraphie des formations du Dévonien Moyen, de l'Emsien Supérieur au Frasnien, dans le Sud du Tafilalt et dans le Ma'der (Anti-Atlas Oriental) // Notes du Serv. géol. Maroc. 1974. V. 36. № 264. P. 7–68.

*House M.R.* Analysis of mid-Palaeozoic extinctions // Bull. Soc. Belg. Géol. 1989. V. 98. № 2. P. 99–107.

*House M.R.* Juvenile goniatite survival strategies following Devonian extinction events // Biotic Recovery from Mass Extinction Events, M.B. Hart (Ed.). Geol. Soc. Spec. Pap. 1996. V. 102 (1), P. 163–185.

*Klug C.* Quantitative stratigraphy and taxonomy of late Emsian and Eifelian ammonoids of the eastern Anti-Atlas (Morocco) // Cour. Forsh.-Inst. Senckenberg. 2002. V. 238. P. 1–109.

*Kullmann, J.* Goniatite-coral associations from the Devonian of Istanbul, Turkey // Kaya, O. (Ed.). Paleozoic of Istanbul. Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Kitaplar serisi. 1973. V. 40. P. 97–116.

*Montesinos J.R.* Anarcestina (Ammonoidea) del Devónico palentino (N. de España). Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.). 1987. V. 82. № 1–4. P. 113–123.

*Montesinos J.R.* Agoniatitina y Anarcestina del Devónico Medio de la Cordillera Cantabrica (Dominios Palentino y Asturleonés, NO de España). Cuad. Lab. Xeol. de Laxe Coruña, 1988. V. 12. P. 99–118.

*Petter G.* Goniatites dévoniennes du Sahara // Publ. Serv. Carte Géol. l'Algérie, Mém. Paléont.. 1959. V. 2. P. 1–313.

## AN OCCURRENCE OF EIFELIAN AMMONOIDS IN UZBEKISTAN

S. V. Nikolaeva, I. A. Kim and F. S. Karimova

Eifelian ammonoids *Fidelites*, *Subanarcestes* and *Paraphyllites* are for the first time described from Central Asia (Aristantau Mountains, Central Kyzylkumy). The ammonoids are found in the upper member of if the Izaskya Formation and are dated as Early Eifelian. Ammonoid shells are found in association with pelagic fauns (conodonts and dacroconarids) and numerous brachiopods. These fossils are connected with the global transgressive Choteč event, which is traceable in many sections worldwide.

# ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ АММОНОИДНЫХ СООБЩЕСТВ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ В ПЕРМСКОМ ПЕРИОДЕ

Р.В. Кутыгин

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск  
kutugin@diamond.ysn.ru; balysh2006@yandex.ru

На протяжении позднего палеозоя в акваториях Северо-Востока Азии последовательно развивались аммоноидные сообщества, населявшие обособленные бассейны, связи между которыми периодически усиливались или ослабевали.

В касимовском веке регион был населен представителями семейств *Shumarditidae* (*Eoshumardites*) и *Ogulganitidae* (*Yakutoglyphyrites*). Присутствие общего вида (*Eoshumardites lenensis*) в различных районах Северо-Верхоянской, Центрально-Верхоянской, Охотской и Омолонской зон свидетельствуют об отсутствии между этими территориями барьеров, препятствующих миграции аммоноидей. Терминальный период каменноугольного периода (позднекыгылтасское время) ознаменовался крупной регрессией и разобщением морских бассейнов, что привело к сокращению акваторий и ослаблению биогеографических связей между верхоянским и омолонским сообществами.

В начале перми в регионе продолжался позднекыгылтасский кризис аммоноидных сообществ и только во второй половине ассельского – первой половине сакмарского веков (*хорокытское время*) начали формироваться новые сообщества (рис. 1). В Верхоянском бассейне возникло сообщество хараулахского типа, центр которого располагался в Хараулахской подзоне, где возник род *Bulunites*, являющийся реликтовой формой позднекаменноугольных инволютных орурганитид (Андрианов, 1985). Этот род быстро распространился в Центрально-Верхоянскую зону, где стал наиболее многочисленным в Куранахской подзоне (Kutygin, 2006). Кроме того, через Северо-Уральскую провинцию и, возможно, Таймырскую зону происходило поступление в Хараулахскую подзону уральских аммоноидей (*Juresanites*, *Eoasianites* и, возможно, *Agathiceras*). Хотя между Хараулахским и Центрально-Верхоянским бассейнами происходил активный обмен фаунами, но нет никаких данных о проникновении уральских форм в Центрально-Верхоянскую акваторию. В Омолонском бассейне на рубеже ассельского и сакмарского веков возникло аммоноидное сообщество с очень узкой площадью распространения (Мунугуджакское). Важной чертой этого сообщества стало возникновение нового рода (*Kolymoglyphyrites*), вероятно, являющегося реликтом, местных глафиритид (Кутыгин, Ганелин, 2011). В

начале сакмарского века Мунугуджакский комплекс пополнился гониатитами уральского происхождения (ранние *Uraloceras*). При общности исторического развития омолонского и верхоянского аммоноидных сообществ раннесакмарского времени (наличие местных каменноугольных реликтов и проникновение уральских таксонов) какие-либо биогеографические связи между ними не наблюдались.

На рубеже ранней и поздней сакмары, с началом крупной эчийской трансгрессии, произошло почти полное таксономическое обновление аммоноидей. В Верхоянском бассейне сообщество хараулахского типа сменилось чекуровским, который характеризуется распространением первых парагастриоцератид (*Uraloceras*, *Paragastrioceras*) и представителей рода *Andrianovia* (аркачанский комплекс). Появившиеся в это время парагастриоцератиды, вероятно, были иммигрантами из Уральского бассейна. Относительно происхождения северо-восточных представителей рода *Andrianovia* до сих пор нет полной ясности, возможно, что они отделились от южноуральского вида *A. sakmarae* или от андриановий территории Полярного Урала. Аркачанский комплекс в Верхоянье был распространен шире, чем хорокытский (Кутыгин, 2004), между частями бассейна происходил обмен фаунами. Омолонское сообщество по-прежнему имело очень ограниченное географическое распространение (Мунугуджакский бассейн). Немаловажной чертой развития омолонского сообщества стало возникновение умеренно инволютных представителей рода *Uraloceras* – *U. omolonense*, близких к уральскому *U. simense*, а также редких эволютивных форм этого же рода (*U. kolymense*), морфологически очень близких к верхоянскому *U. subsimense*. Особый интерес вызывает присутствие в мунугуджакском комплексе необычных форм рода *Neoshumardites*, ранее известного только в нижнеартинском подъярусе. Мунугуджакские неошумардиты сохранили ряд признаков, характерных для рода *Andrianovia*, утерянных в ходе эволюции поздних сомоголитид (трехзубчатая форма внутренних элементов лопастной линии и очень узкие ветви вентральной лопасти). Следует отметить морфологическую близость мунугуджакских неошумардитов с верхоянскими (*A. bogoslovskyi* о. Котельный, Северного и Западного Верхоянья (Андрианов, 1985;

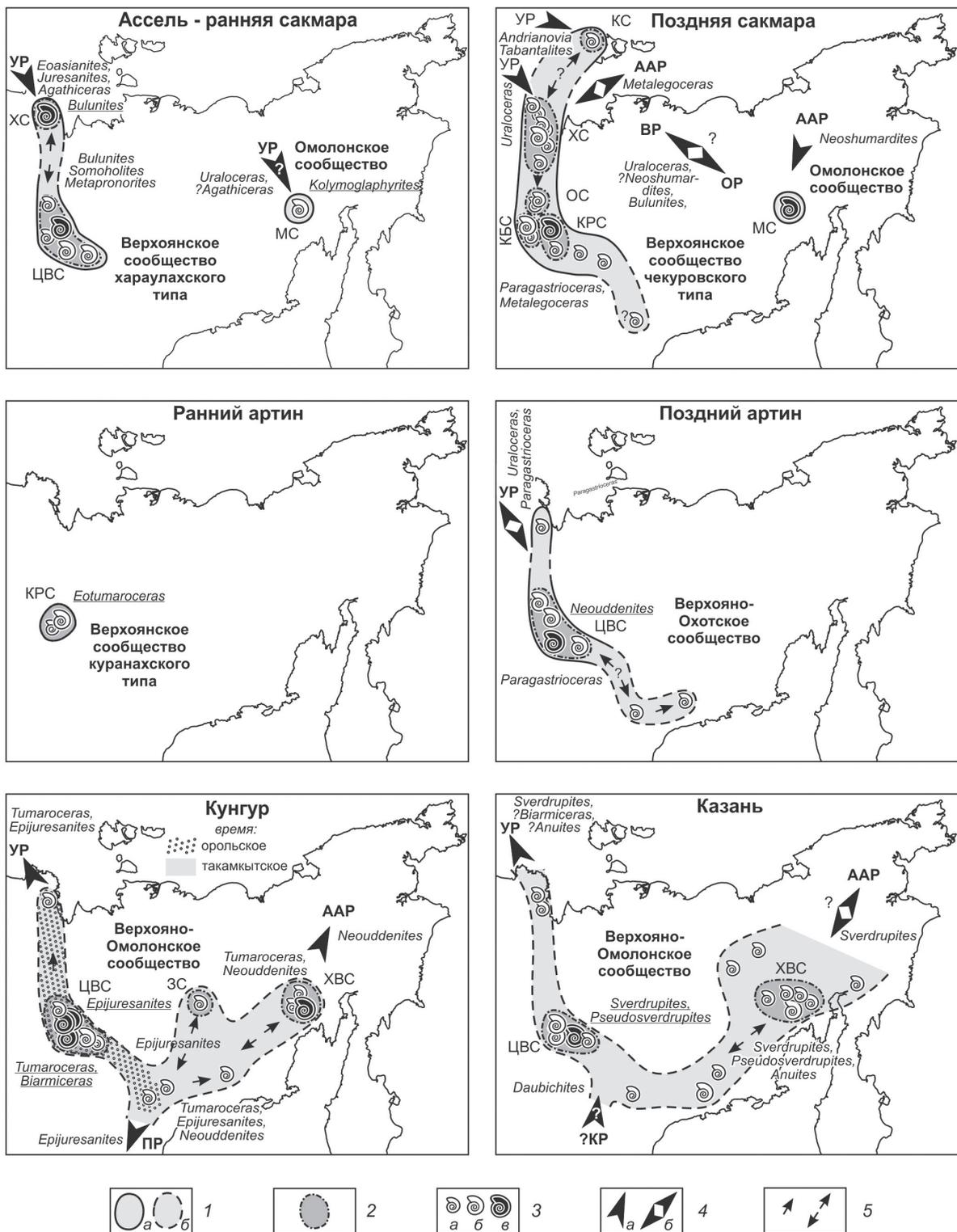


Рис. 1. Географическое распространение пермских аммоноидей Северо-Востока Азии:

1 – зоны с границами: а – достоверными, б – предполагаемыми; 2 – подзоны; 3 – местонахождения аммоноидей: а – находки единичных экземпляров, б – до 10 экз., в – более 10 экз.; 4 – миграция аммоноидей между регионами: а – односторонняя, б – двухсторонняя (обмен фаунами); 5 – миграция аммоноидей внутри зоны: а – односторонняя, б – двусторонняя (обмен фаунами между подзонами); **регионы**: ААР – Арктическо-Американский, ВР – Верхоянский, КР – Китайский регион, ОР – Омолонский, ПР – Приморский, УР – Уральский; **подзоны**: КБС – Кобычанская, КРС – Куранахская, КС – Котельниковская, МС – Мунугуджакская, ОС – Орулганская, ХС – Хараулахская, ХВС – Хивачская, ЦВС – Центрально-Верхоянская; подчеркнутые названия таксонов – возникшие местные элементы.

Константинов, 2001)) и Арктическо-Канадскими («*N. cf. sakmarae*» о. Элсмир (Nassichuk et al., 1965)) андриновиями. Из Верхоянского бассейна (вероятно, Хараулахской подзоны) мигрировал род *Bulunites*, который в Мунугуджакском бассейне приобрел изящную форму и ребристую скульптуру (*B. sp. nov.*). В целом, в позднесакмарское время наблюдался двусторонний обмен аммоноидными фаунами между Верхоянским и Омолонским бассейнами, причем миграция булунитов, сомоголитид и эволютных уралоцерасов из Верхоянья и инволютных уралоцерасов и неошумардитов из Мунугуджакской подзоны происходила, скорее всего, через Хараулахскую и, возможно, Котельниковскую подзоны.

На рубеже сакмарского и артинского времени, в периоды максимальной эчийской трансгрессии и потепления моря, произошла очень кратковременная инвазия уральской биоты в Куранахскую и, возможно, Хараулахскую подзоны. Особый интерес вызывает проникновение в Западно-Верхоянскую акваторию гониатитов рода *Neoshumardites*, приобретших здесь необычайно широкую трехзубчатую форму боковой лопасти (*N. hyperboreus*). Однако этот таксон, как и все остальные иммигранты, быстро вымер. В бассейне началось становление верхоянского аммоноидного сообщества куранахского типа, время появления которого пришлось на общий кризис в развитии северо-восточных аммоноидей. Вначале (завершающая фаза эчийской трансгрессии) в составе комплекса преобладали виды-иммигранты, а после хабахского кризиса, с началом раннетумаринской трансгрессии и далее до конца раннеделенжинского времени, в бассейне стабильно развивались преимущественно местные элементы, многие из которых распространялись далеко за пределы Верхоянского моря. При этом происходила последовательная смена эндыбальского (вторая половина артина), орольского (начало кунгура), такамкытского (середина кунгура) и деленжинского (казань) комплексов. Первым этапом развития сообщества куранахского типа стало возникновение рода *Eotumaroceras*, положившего начало главному в регионе артинско-казанскому аммоноидному филогенетическому тренду: *Eotumaroceras* → *Tumaroceras* → *Epijuresanites* → *Sverdrupites* (Kutygin, 2006).

В позднеартинское время, с завершением трансгрессивной стадии эчийского ТР-этапа, в Верхояно-Охотском регионе происходило наиболее широкое распространение эчийских аммоноидей вдоль береговой линии Ангарида и далее в Охотско-Тайгоносский бассейн. Впервые в пермском периоде сформировалось верхояно-охотское аммоноидное сообщество, в качестве основных отличительных особенностей которого следует отметить преобладание разнообразных представителей *Paragastrioceras* и появление первых *Neouddenites*. Виды рода *Paragastrioceras*, на Урале характерные для сакмарского и артинском ярусов, в Вер-

хояно-Охотском максимаотное развитие получили в байгенджинское время. В Колымо-Омолонском регионе достоверные находки позднеартинских аммоноидей не известны.

Завершение трансгрессивной стадии и кратковременная стабилизация высокого уровня моря (мысовское время) в Верхоянском бассейне благотворно повлияли на развитие и расселение аммоноидей. Однако последовавшая за этим наиболее интенсивная в ранней перми регрессия (хабахское время) привела к резкому сокращению акваторий и почти полному исчезновению аммоноидей в регионе.

В начале кунгурского века в аммоноидном сообществе наблюдалась почти полная смена видового и родового состава. Важной особенностью нового (орольского) комплекса стало появление рода *Tumaroceras*, занявшего господствующее положение в бореальных сообществах аммоноидей кунгурского века. Возникновение этого рода произошло на рубеже хабахского и орольского времени в Куранахской подзоне, где тумароцерасы могли отделиться от эотумароцерасов. Представители *Tumaroceras* очень быстро распространились в пределах Верхоянского бассейна. Появление в Верхоянье вида *Biarmiceras tumarense*, вероятно, обусловлено миграционными факторами, поскольку в подстилающих артинских отложениях Северо-Востока России представители семейства *Poranoceratidae* отсутствуют. Это может свидетельствовать о том, что на рубеже артинского и кунгурского веков предки биармицерасов проникли из Уральского региона в Верхоянское море, где образовали немногочисленную изолированную группировку. За пределами Куранахской подзоны кунгурские биармицерасы не известны.

В такамкытское время (середина кунгурского века) распространение аммоноидей существенно расширилось, возникло верхояно-омолонское сообщество, важной чертой которого стало активное расселение за пределы акваторий Северо-Востока Азии. В это время происходила миграция тумароцерасов и эпиюрезанитов из Верхоянского моря в бассейны Полярного Урала, Колымского и Охотского регионов. В Омолонском бассейне возникло новое Хивачское море, его населяли поздние тумароцерасы (*T. kashirzevi*) и парагастриоцерасы (*P. sp. nov.*) верхоянского облика, а также редкие медликотииды, общие с Арктической Канадой (*Neouddenites* aff. *caurus*). Вероятно, обособленным от Хивачского, но связанным с Верхояно-Охотским бассейном, было Зырянское море, населенное ранними эпиюрезанитами (*Epijuresanites musalitini*).

В начале казанского века наблюдалось полное видовое обновление верхояно-омолонского сообщества аммоноидей. Они заселили наибольшие площади (особенно в Омолонской зоне) за всю историю пермских северо-восточных аммоноидей. Важным событием стало появление короткоживущего рода *Sverdrupites*, который очень быстро освоил акватории огромной

территории от Новоземельской и Волго-Уральской зон (Богословская и др., 1982; Леонова и др., 2002) до Канадской Арктики (Nassichuk, 1970). Представители рода *Viarmiceras* прекратили свое существование в Куранахской подзоне, их потомки проникли в Волго-Уральский бассейн, где приобрели наибольшее разнообразие (Леонова и др., 2005). Кроме того, редкие биармицерасы присутствовали в Арктической Канаде. Вероятно, в Омолонском бассейне появился aberrантный род *Anuities*, единичные представители которого, кроме Березовской зоны, известны в казанских отложениях Западного Верхоянья (Андрианов, 1985) и Волго-Уральского региона (Шиловский, Леонова, 2009). В Северо-Верхоянской и Западно-Верхоянской зонах известны редкие представители *Daubichites*, которые, предположительно, могли мигрировать в Верхоянское море из Западно-Австралийского региона через территории Юго-Западного Китая, Внутренней Монголии или Сихотэ-Алиня. По имеющимся данным в конце казанского века пермские аммоноидеи прекратили свое существование в Верхояно-Омолонском бассейне.

Работа проведена при поддержке РФФИ (проекты 09-05-98518-р\_восток, 11-05-00053, 11-05-00950, 11-05-98569-р\_восток) и Программы РАН 21.5 (Арктика).

### Список литературы

Андрианов В.Н. Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.

Богословская М.Ф., Устрицкий В.И., Черняк Г.Е. Пермские аммоноидеи Новой Земли // Палеонтол. журн. 1982. № 4. С. 58–67.

Константинов А.Г. Первые находки пермских аммоноидей на острове Котельный // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Т. 9, № 1. С. 22–27.

Кутыгин Р.В. Ареалы распространения пермских комплексов аммоноидей Верхоянья // Отечественная геология. 2004. № 5. С. 75–81.

Кутыгин Р.В., Ганелин В.Г. Пермские аммоноидеи Колымо-Омолонского региона. Кыринский комплекс // Палеонтол. журн. 2011. № 3. С. 14–24.

Леонова Т.Б., Есаулова Н.К., Шиловский О.П. Первая находка казанских аммоноидей в Волго-Уральском регионе // Докл. РАН. 2002. Т. 383, № 4. С. 509–511.

Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П. Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства Roranoconerataceae (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20–29.

Шиловский О.П., Леонова Т.Б. Первая находка среднепермских аммоноидей с территории Марий-Эл // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Выпуск 2. М.: ПИН РАН, 2009. С. 96–98.

Kutygin R.V. Permian ammonoid associations of the Verkhoyansk Region, Northeast Russia // Journal of Asian Earth Sciences. 2006. V. 26, iss. 3–4. P. 243–257.

Nassichuk W.W. Permian ammonoids from Devon and Melville Islands, Canadian Arctic Archipelago // J. Paleontol. 1970. V. 44. № 1. P. 77–97.

Nassichuk W.W., Furnish W.M., Glenister B.F. The Permian ammonoids of Arctic Canada // Geol. Surv. Can. 1965. Bul. 131. P. 1–56.

## MAJOR FEATURES OF PERMIAN BIOGEOGRAPHY OF AMMONOID COMMUNITIES OF NORTHEASTERN ASIA

R. V. Kutygin

The history of distribution of ammonoid assemblages in the Late Paleozoic basins of Northeastern Asia. The fluctuating connections between separate basins are traced for the Kasimovian--Kazanian. In the Sakmarian and Artinskian, Uralian taxa immigrated to these basins, while the emigration to other regions happened in the Kungurian and Kazanian. By the end of the Kazanian, ammonoids ceased to exist in the Verkhoyansk-Omolon Basin.

## АММОНОИДЕИ КУБЕРГАНДИНСКОГО ЯРУСА

Т.Б. Леонова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
tleon@paleo.ru

В 1935 г. О.Г. Туманская описала коллекцию из 40 экземпляров аммоноидей, собранных Г.А. Дуткевичем в кубергандинской свите Юго-Восточного Памира. Эта работа до сих пор является единственным документальным источником сведений о достаточно богатом комплексе аммоноидей, геологический возраст которого остается предметом дискуссий до сегодняшнего дня. Туманская сопоставила их с известными к тому времени аммоноидеями Крыма, Сицилии, Хорватии и формации Ворд Техаса. К сожалению, коллекция не сохранилась.

В 60–70-е гг. прошлого века многие палеонтологи и геологи, работавшие на Юго-Восточном Памире, пытались собрать коллекцию кубергандинских аммоноидей, которую можно было бы изучить. В ПИН РАН хранятся аммоноидеи из кубергандинского яруса, основная часть коллекции собрана автором в 1973–1974 гг. и насчитывает около двух сотен экземпляров. Все сборы происходят из одного местонахождения на правом берегу р. Куберганды – стратотипа кубергандинского яруса, из слоев темно-серых известковых аргиллитов и глинистых известняков, в которых многочисленные остатки аммоноидей встречаются на поверхностях напластования. Аммоноидеи собраны, в основном из нижней части кубергандинского яруса, в верхней части разреза находки единичны (рис. 1). Сохранность аммоноидей очень плохая, хотя собрано множество фрагментов раковин, это составляет основную трудность изучения.

В результате дополнительного комплексного изучения вышла статья группы исследователей (Чедия и др., 1986), в которой М.Ф. Богословская дала характеристику кубергандинскому комплексу аммоноидей: определили его состав, изложила свои соображения об уровне развития и стратиграфическом положении видов, но в статье отсутствовали описания и изображения. Возраст комплекса аммоноидей однозначно был определен как роудский. Совместно с аммоноидеями были собраны фузулиниды зон *Misselina ovalis* – *Armenina* (нижняя часть кубергандинского яруса – kbg1) и *Cancellina cutalensis* (верхняя часть кубергандинского яруса – kbg2).

Но позднее, при обсуждении международной шкалы пермской системы и после ее принятия, многие стратиграфы и палеонтологи снова стали неоднозначно оценивать возраст кубергандинского яруса, определяя его либо самыми верхами ранней перми, либо основа-



Рис. 1. Схема расположения разрезов Куберганды и Тезак

нием средней (Jin et al., 1994; Левен, Богословская, 2006; Левен, 2009), в связи с тем, что граница между ранней и средней пермью в стратотипе Международного стандарта в Техасе зафиксирована внутри формации Роуд Кэньон по появлению вида конодонтов *Jinogondolella pankingsis*. Тем не менее, в самом основании, а не внутри формации Роуд Кэньон в Техасе, как и в основании кубергандинского яруса, наблюдается самая масштабная смена аммоноидных комплексов. Самое значимое событие – появление первого представителя отряда цератитов *Paracelites* (*P. elegans* в основании Роуд Кэньон формации и *P. edelsteini* в основании кубергандинской свиты). А на уровне официально зафиксированной границы никаких событий в развитии как аммоноидей, так и фузулинид не наблюдается. Относительно возможностей глобальной корреляции этой границы по единственному виду конодонтов также имеются серьезные сомнения (Левен, 2001).

Кубергандинский комплекс аммоноидей – самый молодой из пермских, известных на Памире. По данным Туманской (1935) в нем присутствуют 29 форм (12 из них в открытой номенклатуре), принадлежащих 11 родам: *Propinacoceras karpinskyi* Toumanskaya, 1935, *P. nalivkini* Toumanskaya, 1935, *P. kubergandense* Toumanskaya, 1935, *P. longus* Toumanskaya, 1935, *P. sp. indet.* №1-4, *Medlicottia trautscholdi* var. *pamirica* Toumanskaya, 1935,

*Artinskia dutkevitschi* Toumanskaya, 1935, *Sicanites moisisovisci* Gemmellaro, 1887, *Sundaites mediterraneus* Toumanskaya, 1935, *Agathiceras asiaticum* Toumanskaya, 1935, *A. sp.* (aff. *A. suessi* Gemmellaro), *Adrianites elegans?* Gemmellaro, 1887, *Adrianites sp.* (aff. *A. insignis* Gemmellaro, 1887), *A. permicus* Toumanskaya, 1935, *A. planus* Toumanskaya, 1935, *Adrianites sp. indet.* №1-4, *Glyphioceras* (*Nomismoceras*) *meneghinii* Gemmellaro, 1887, *Glyphioceras* (*Nomismoceras*) *sp.*, *Popanoceras pamiricum* Toumanskaya, 1935, *P. kubergandense* Toumanskaya, 1935, *P. pygmaeum* Toumanskaya, 1935, *Stacheoceras discoidale* Toumanskaya, 1935 и *Paraceltites edelsteini* Toumanskaya, 1935.

М.Ф. Богословская (Чедия и др., 1986) указала всего 15 форм: *Parapronorites timorensis* Haniel, *Vamyaniceras kubergandense* (Toumanskaya), *Propinacoceras karpinskyi* Toumanskaya, *P. nalivkini* Toumanskaya, *P. aff. shuangputangense* Liang, *Sicanites sp.*, *Agathiceras sp.*, *Eothinites(?) sp.*, *Epiglyphioceras sp. nov.*, *Popanoceras pamiricum* Toumanskaya, *P. kubergandense* Toumanskaya, *Stacheoceras discoidale* Toumanskaya, *St. sp.*, *Neocrimites(?) sp. nov.* и *Paraceltites edelsteini* Toumanskaya.

Наши исследования коллекции, хранящейся в ПИН РАН под номером 3591, позволили определить 11 видов 10 родов: *Parapronorites kubergandense sp. nov.*, *Propinacoceras karpinskyi* Toumanskaya, *P. nalivkini* Toumanskaya, *Vamyaniceras kubergandense* (Toumanskaya), *Sicanites sp.*, *Agathiceras asiaticum* Toumanskaya, *Eothinites sp.*, *Sosiocrimites sp.*, *Palermites sp.*, *Stacheoceras sp.*, *Neoropanoceras pamiricum* (Toumanskaya) (табл. 1). Хотя в изученной нами коллекции с р. Куберганды не были обнаружены представители *Paraceltites*, мы можем утверждать, что они присутствовали в этом сообществе, поскольку Туманская (1935) именно из этого местонахождения описала *Paraceltites edelsteini*, кроме того, этот вид был указан и М.Ф. Богословской (Чедия и др., 1986).

Второе местонахождение кубергандинских аммоноидей известно в Центральном Афганистане, в разрезе Тезак (Termier et al., 1972), сложенном карбонатно-сланцевой нижней частью серии Чохан (Левен, 2009).

Авторы определили отсюда целый ряд форм: *Daraelites meeki* Gemmellaro, *Parapronorites konincki* Gemmellaro, 1887, *Propinacoceras beyrichi* Gemmellaro, *P. galilei* Gemmellaro, 1887, *Paraceltites cf. hoeferi* Gemmellaro, 1887, *Neogeoceras trautscholdi* (Gemmellaro, 1887), *Epiglyphioceras meneghinii* Gemmellaro, 1887, *Agathiceras suessi* Gemmellaro, 1887, *Adrianites elegans* Gemmellaro, 1887, *Stacheoceras rothi* Miller et Furnish, 1940, *S. mediterraneum* Gemmellaro, 1887, *Tauroceras scrobilatum* (Gemmellaro, 1887). Почти все эти формы отождествлены с сицилийскими видами вордского возраста.

Афганские аммоноидеи очень близки к памирским, а отождествление их с сицилийскими видами не является вполне корректным. Судя по изображениям раковин и рисункам лопастных линий (Termier et al., 1972), материал из разреза Тезак имеет примерно та-

кую же сохранность, как и кубергандинский. Тем не менее, вполне возможно сделать некоторые замечания к определениям.

Кубергандинский *Parapronorites kubergandensis* отличается от кунгурских *P. rectus* и *P. timorensis* меньшей шириной вентральной лопасти, от сицилийского вордского вида *P. konincki* Gemmellaro, 1887 меньшим числом двузубчатых умбиликальных лопастей и более крупной вентральной лопастью. Он очень близок «*Parapronorites konincki*», описанному Термье из Афганистана (Termier et al., 1972).

Род *Propinacoceras* представлен, по крайней мере, двумя видами: *P. karpinskyi* и *P. nalivkini*. Сравнение с афганскими видами, очень близкими по морфологии раковины, затруднено из-за отсутствия точного изображения лопастных линий по рисунку лопастной линии. В афганской коллекции ни *P. beyrichi*, ни *P. galilei* определены быть не могут, они резко отличны от сицилийских видов.

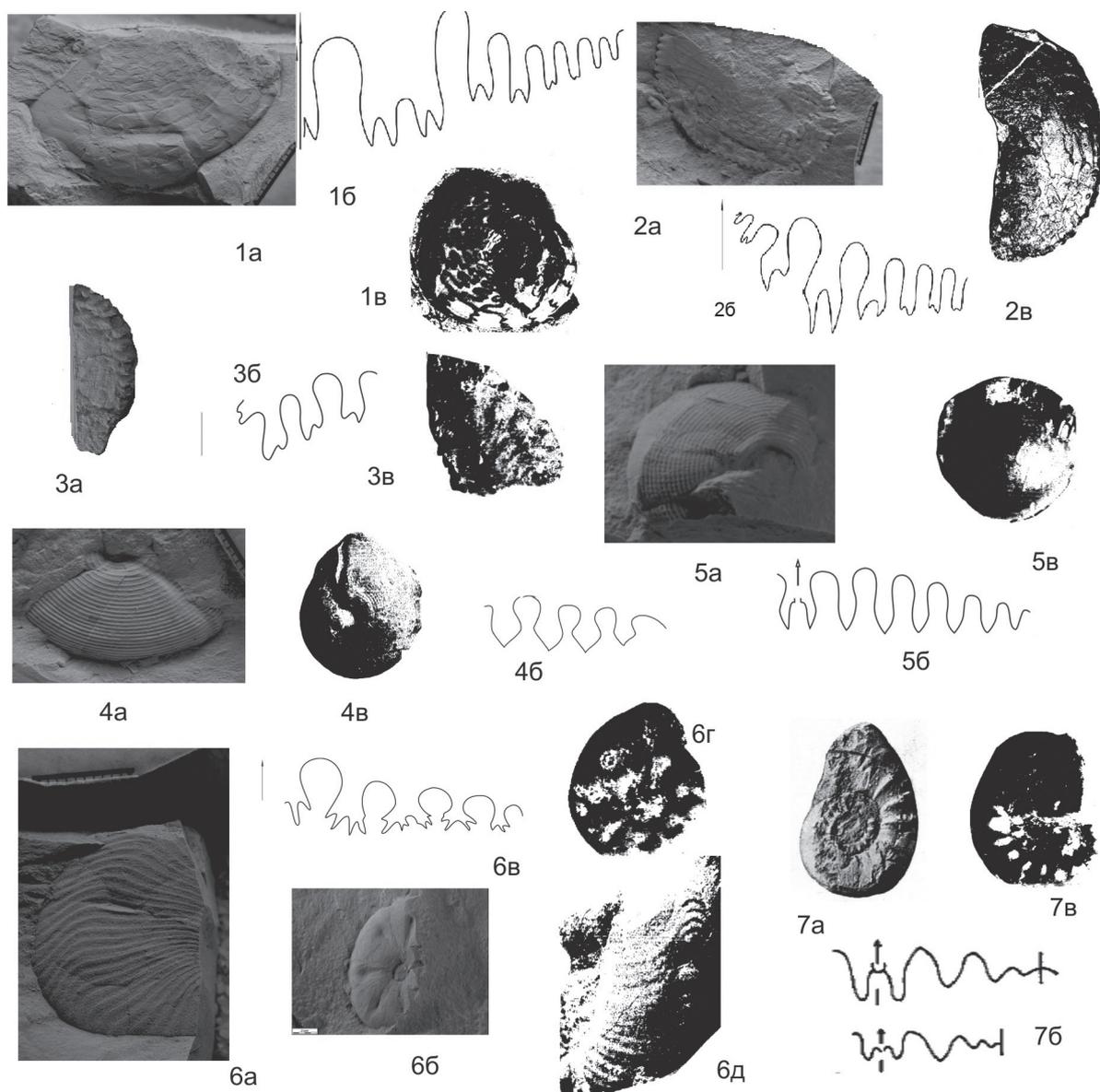
*Vamyaniceras kubergandense* отличается от кунгурских видов менее глубокой первой умбиликальной лопастью в сочетании с очень глубокой второй с узкими и длинными зубцами в основании. Возможно, к нему относиться афганский вид, описанный Термье как *P. beyrichi*.

*Sicanites sp.* из-за плохой сохранности невозможно определить этот экземпляр до вида, но можно уверенно утверждать, что это не *S. schopeni* Gemmellaro, 1887 и не *S. moisisovisci*, Gemmellaro, 1887, от которых отличается плоскими боковыми сторонами и более изометричной формой лопастей. Очень близок с афганским экземпляром, изображенным на табл. XIV, фиг 4 (Termier et al., 1972).

*Eothinites sp.* Туманская (1935) определила идентичный нашим экземпляр как *Glyphioceras* (*Nomismoceras*) *meneghinii* Gemmellaro, 1887 (в современном понимании *Epiglyphioceras meneghinii*). В нашем материале нет экземпляров с сохранившейся лопастной линией, по которой можно сделать точное определение. Термье, также описавшие *Epiglyphioceras meneghinii*, приводят рисунок лопастной линии с двумя боковыми лопастями (Termier et al, 1972, рис. 4 b,c), что характерно для рода *Eothinites*. У сицилийского рода имеется только одна, чем он и отличается от рода *Eothinites*.

Кубергандинский *Agathiceras asiaticum* отличается от *A. suessi* Gemmellaro, 1887 наличием пережимов, тогда как для последнего характерны округлые ямки (одна-две на оборот), расположенные на середине боковой стороны, ближе к умбилику. На афганских экземплярах не видно таких ямок. Термье отмечают, что представители рода *Agathiceras* составляют большую часть кубергандинской аммоноидной фауны в разрезе Тезак. То же самое наблюдается и в разрезе Куберганды.

*Sosiocrimites sp.* Афганская форма определена Термье как *Adrianites elegans*, принадлежит, скорее



Аммоноидеи из разрезов Куберганды и Тезак (все рисунки афганских аммоноидей из Termier et al., 1972): фиг. 1а–в: *Parapronorites kubergandensis* Leonova, фиг. 1а, б – экз. ПИН №3591/450 ( $\times 0.8$ ), лопастная линия ( $\times 3$ ), Куберганды, 1в – ( $\times$ ) Тезак; фиг. 2а–в: *Bamyaniceras kubergandense* Toumanskaya, фиг. 2а, б – экз. ПИН №3591/455 ( $\times 1$ ), лопастная линия ( $\times 4.8$ ), фиг. 2в – Тезак; фиг. 3 а–в: *Sicanites* sp., фиг. 3а, б – экз. ПИН №3591/456 ( $\times 2$ ); лопастная линия ( $\times 7$ ), Куберганды, фиг. 3в – Тезак; фиг. 4 а–в: *Agathiceras asiaticum* Toumanskaya, фиг. 4а, б – экз. ПИН №3591/458 ( $\times 1$ ), лопастная линия ( $\times 4.8$ ), Куберганды, фиг. 4в – Тезак; фиг. 5 а–в: *Sosiocrimites* sp., фиг. 5 а, б: экз. ПИН №3591/461 ( $\times 2$ ), лопастная линия ( $\times 5.7$ ), Куберганды, фиг. 5в – Тезак; фиг. 6 а–д: *Neoropanoceras pamiricum* (Toumanskaya), фиг. 6а – экз. ПИН №3591/466 ( $\times 1.2$ ), фиг. 6б – экз. ПИН №3591/468 ( $\times 1.5$ ), фиг. 6в – лопастная линия экз. ПИН №3591/469 ( $\times 2.6$ ), Куберганды, фиг. 6 г, д – Тезак; фиг. 7а: *Paracelites edelsteini* Toumanskaya (Туманская, 1935), Куберганды, фиг. 7 б, в – *Paracelites* sp., Тезак (Termier et al., 1972)

всего, роду *Sosiocrimites*, поскольку обладает инволютной шарообразной раковиной в отличие от умеренно эволюционной уплощенной, характерной для *Adrianites*. Лопастная линия без дугообразного изгиба наружной части, с крупными боковым лопастями заметно отличается от *A. elegans*.

*Palermites* sp. Принадлежность кубергандинских экземпляров к роду *Palermites* определяется эволютивной формой раковины и преобладанием поперечных элементов в типичной адрианитидной сетчатой скульптуре. От *Adrianites* они отличаются значительно более широким умбиликом.

*Stacheoceras* sp. Отождествить наш экземпляр с видом *Stacheoceras discoidale* Toumanskaya, 1935 не позволяет его плохая сохранность первого, а также недостаточное описание последнего Туманской. Афганские виды *Stacheoceras* близки памирской кубергандинской форме. От американского *S. rothi* Miller et Furnish афганский вид отличается более сложной лопастной линией, а стахеоцерасы, определенные как *S. mediterraneum*, отличаются от сицилийского формой раковины, ее размерами и меньшим числом лопастей.

*Neoropanoceras ramiricum* отличается от *N. multistriatus* (Gemm.) и *N. scrobilatum* (Gemm.) менее рассеченными второй и третьей боковыми лопастями. Второй кубергандинский вид, *Ropanoceras kubergandense*, определенный Туманской по юному экземпляру, скорее всего, также должен быть отнесен к *N. ramiricum*, т.к. описанная автором скульптура — продолговато-округлые ямочки на боковых сторонах, характерна для всех попаноцератид и не может служить видовым признаком. Афганский *Taugoceras scrobilatum* относится к роду *Neoropanoceras*, но видовую принадлежность определить сложно, т.к. авторы не привели рисунка лопастной линии и фотографии с ясно видимой скульптурой. По общим признакам афганский *Neoropanoceras* очень близок к памирскому *N. ramiricum* (Toumanskaya).

Первый цератит *Paraceltites*, его родовая принадлежность не подлежит сомнению. Изображения афганских парасельтитов очень похожи на фотографии и

рисунки лопастных линий *Paraceltites edelsteini* из работы Туманской (1935).

Таким образом, проведенный анализ показал, что комплекс аммоноидей из верхней части кубергандинского яруса в разрезе Тезак чрезвычайно близок кубергандинскому комплексу Юго-Восточного Памира. Эта близость исключает возможность проведения даже ярусной границы между нижней и верхней его частями и, тем более, границы между отделами перми. Аммоноидеи кубергандинского яруса имеют роудский возраст.

Статья подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

### Список литературы

- Левен Э.Я. О возможностях использования глобальной ярусной шкалы пермской системы в пределах Тетиса // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 2. С. 15–29.
- Левен Э.Я. Верхний карбон и пермь Западного Тетиса: фузулиниды, стратиграфия, биогеография. М.: ГЕОС. 2009. 237 с.
- Левен Э.Я., Богословская М.Ф. Роудский ярус перми и проблемы его глобальной корреляции // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2006. Т. 14. № 2. С. 67–78.
- Туманская О.Г. Пермские аммоноидеи р. Куберганды и их стратиграфическое значение // Тр. Тадж. - Памир. экспедиции. Вып. 31. Л.: Изд-во АН СССР. 1935. С. 43–130.
- Чедия И.О., Богословская М.Ф., Давыдов В.И., Дмитриев В.Ю. Фузулиниды и аммоноидеи в стратотипе кубергандинского яруса (Юго-Восточный Памир) // Ежегодн. Всеросс. палеонтол. о-ва Т. 29. Л.: Наука. 1986. С. 28–53.
- Jin Y.G., Glenister B.F., Kotlyar G.V., Sheng J.Zh. An Operational Scheme of Permian Chronostratigraphy / Paleoworld. 1994. No 4. P. 1–13.
- Termier H., Termier G., Desparmet R., Montenat Ch. Les Ammonoides du Permien (Kubergandien) de Tezak (Afganistan central) // Ann. Soc. Geol. Nord. 1972. V. 92, № 3. P. 105–115.

## KUBERGANDINIAN AMMONOIDS

T.B. Leonova

Kubergandian ammonoid association of the South-Eastern Pamir and Central Afghanistan are restudied and analyzed. The conclusion about the contemporaneity of the Kubergandian and Tezak associations is done, the both are correlated with the Roadian stage of the International Stratigraphic Scale of the Permian.

## ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗОВАНИЯ АУТИГЕННЫХ ПИРИТОВЫХ АГРЕГАТОВ ПО РАКОВИНАМ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ СРЕДНЕЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

О.П. Шиловский<sup>1,2</sup>, Э.А. Королев<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет,

<sup>2</sup>Музей естественной истории Республики Татарстан, Музей-заповедник «Казанский Кремль»

Одной из наиболее распространенных форм биогенной минерализации в осадочных породах является процесс пиритизации органических остатков. Несмотря на единый биохимический механизм процесса, минерализация различных форм органических остатков протекает с образованием не похожих друг на друга морфологических типов пиритовых агрегатов. Очевидно, на ход пиритизации, помимо внешних факторов, определяющее влияние оказывают и структурные особенности самих фоссилизирующихся фрагментов животных.

Чтобы подтвердить вышесказанное, было проведено детальное изучение пиритовых агрегатов, развивающихся по различным структурно-генетическим видам органических остатков (ростры белемнитов, раковины аммонитов). Образцы были собраны с небольшого участка (100 м<sup>2</sup>) обнажения правого берега р. Волги у села Большие Тарханы, где вскрываются терригенно-глинистые отложения верхне- и среднеюрского возраста (Митта, 2003).

Исходные предпосылки для фоссильзации объектов исследования были одинаковыми, поэтому структурные и морфологические особенности развивающихся по ним пиритовых агрегатов могут быть обусловлены только строением самих остатков.

В каждой группе объектов исследования — белемнитов и аммонитов, проводилось ранжирование образцов по степени их замещения сульфидами железа, что позволяло проследить особенности процесса минерализации в каждой группе.

**Белемниты.** В группу объединены различные по видовой принадлежности ростры белемнитов, по которым развивается аутигенный пирит. Большая часть пиритизированных остатков головоногих в обнажениях не обладает своим исходным биоморфным обликом. Внешние стенки стяжений характеризуются пупырчатым строением, за счет наличия на них полусферических наростов высотой до 0.3 см. На срезах видно, что стяжения имеют концентрически-зональное строение за счет последовательного нарастания друг на друга различных по мощности пиритовых слоев (рис. 1). От внутреннего пиритового слоя, непосредственно обволакивающего ростры белемнитов, внутрь органических остатков внедряются нитевидные отростки.

Внедрение дисульфидов железа осуществляется вдоль границ шестоватых кальцитовых зерен, слагающих ростры. В результате избирательного распространения пиритовых агрегатов внутри органических остатков образуется радиально-лучистая сетчатая текстура. Подобное строение ростров обуславливает их высокую биохимическую устойчивость к внешним воздействиям, поэтому большая часть из них слабо подвержена процессам пиритизации. Корочки дисульфида железа лишь с поверхности облегают раковины, практически не затрагивая их внутреннюю структуру.

**Аммониты.** В эту группу выделены цельные раковины аммонитов и их фрагменты, замещенные пиритом. В большинстве своем замещение коснулось не только твердого остова раковин, но и внутренних полостей их воздушных камер. Пиритизация известковых стенок внешнего скелета аммонитов шла с полным наследованием их структурных анатомических особенностей. Так периферийные слои раковин, ранее состоящие из шестоватых арагонитовых кристаллов, замещены шестовато-игльчатыми кристаллами пирита с полным наследованием ориентировки первичных карбонатных зерен. Процесс фоссильзации был настолько избирательным, что на поверхности раковин аммонитов сохранилась сутурная линия, а внутри — полости камер и септы (рис. 2). В некоторых случаях пиритизация, заменив первичный карбонатный скелет головоногих, практически не коснулась внутреннего перламутрового слоя раковин.

Не менее интересно строение пиритовых агрегатов, заполняющих полости воздушных камер раковин головоногих моллюсков. На продольных сколах и срезах зооморфоз отчетливо проследивается структурная зональность пиритовых образований, развивающихся во внутриформенных пустотах и отражающая различные стадии их образования (рис. 3, а, б). Непосредственно на внутренних стенках камер, выполняющих функцию кристаллизационной подложки, нарастают сферолитовые агрегаты, состоящие из шестовато-игльчатых пиритовых кристаллов, радиально разрастающихся во все стороны от общего центра (рис. 3, в). По мере удаления от центров кристаллизации одни пиритовые индивиды постепенно утолщаются, другие, зажатые соседними кристаллами, приостанавливают

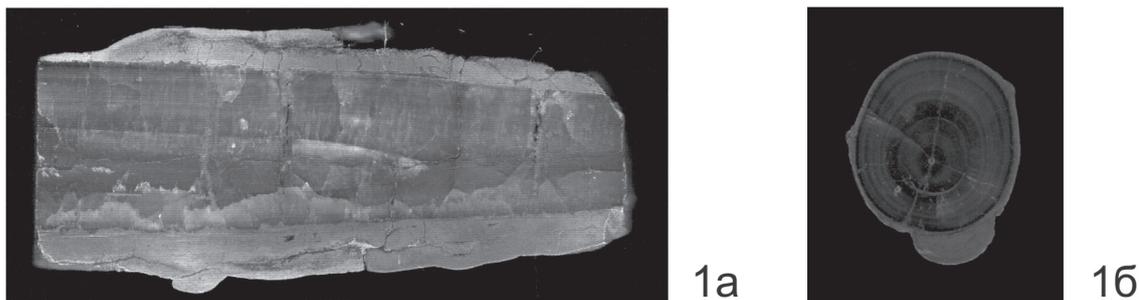


Рис. 1. Фотографии пиритизированных органических остатков: а – продольный срез ростра белемнита; б – поперечный срез ростра.

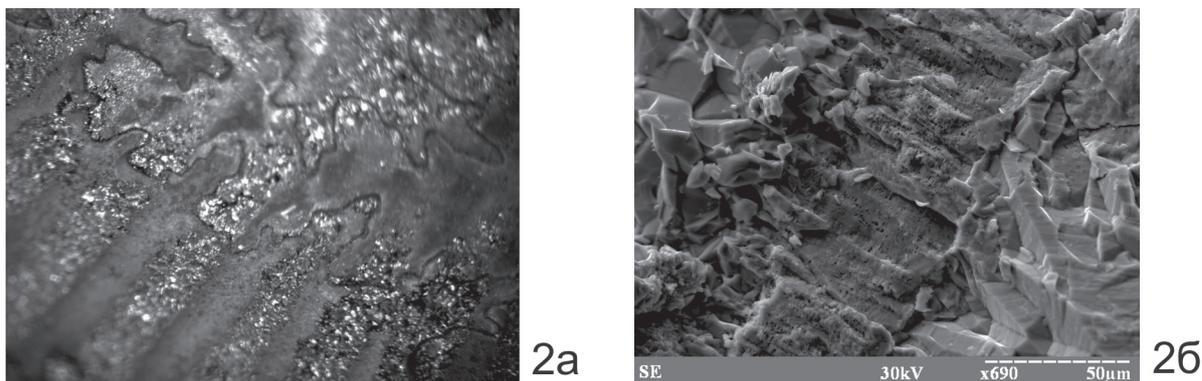


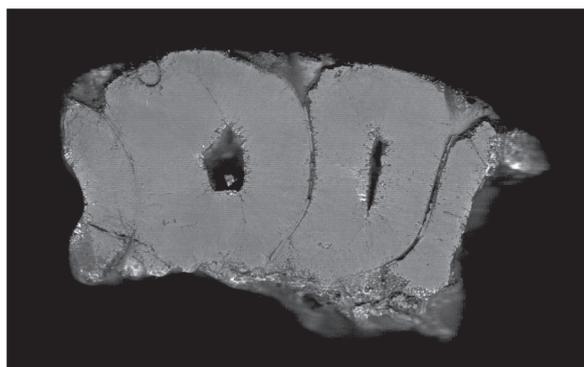
Рис. 2. Фотографии раковин аммонитов, замещенных агрегатами аутигенного пирита: а – фрагмент внешней поверхности раковины с рисунком лопастной линии; б – пиритизированная внутренняя перегородка раковины (поперечный срез).

свой рост. Срастаясь друг с другом, сферолиты образуют сплошной слой мощностью 1.0–2.5 мм с бугристой поверхностью, который является основанием пиритовой друзы. Выступающие на поверхности агрегатов трехгранные пирамидки создавали предпосылки для роста следующей генерации пиритовых кристаллов. Следующий слой сложен более крупными индивидами, у которых хорошо развиты грани {100}. Условия стесненного роста определили преимущественное развитие кристаллов по направлению к центральным частям полостей камер раковин, сформировав у них столбчатый и клиновидный облик (рис. 3, г). Следующий слой сложен крупными (до 3.0 мм) пиритовыми кристаллами кубического габитуса. Все индивиды имеют определенное пространственное положение, ориентируясь остроугольными вершинами перпендикулярно к подложке. Срастание кубиков пирита осуществляется по границам граней кристаллов.

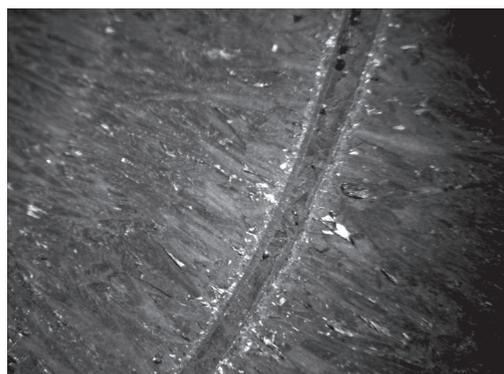
Анализ морфологии пиритовых агрегатов, выполняющих воздушные камеры аммонитов, указывает, что их кристаллизация осуществлялась путем химического выпадения из раствора, при этом состав раствора эволюционировал во времени.

В период образования сферолитов раствор был явно пересыщен по отношению к пириту. Это привело

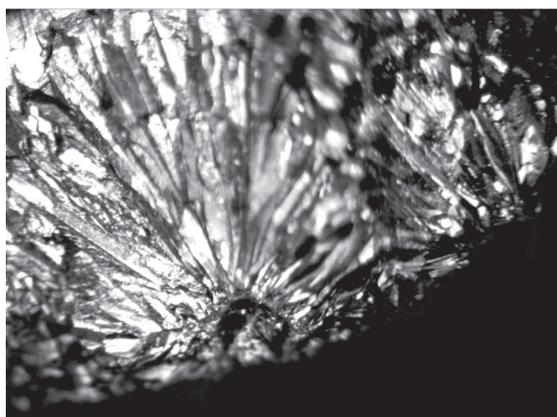
к зарождению на внутренних стенках камер аммонитов многочисленных центров нуклеации, которые впоследствии разрослись в радиально-лучистые агрегаты. Быстрый рост пиритовых кристаллов в стесненных условиях и фактор геометрического отбора сформировали преимущественно шестоватый облик минеральных индивидов. Постепенно разрастаясь, сферолитовые образования изолировали камеры от воздействия внешней среды, что сказалось на скорости ионообмена. В результате снижения концентрации ионов  $Fe^{2+}$  и  $S^{2-}$  ( $HS^-$ ) в растворе камер изменилась морфология пиритовых кристаллов следующей генерации. В это время массовое развитие получили длиннопризматические кристаллы  $FeS_2$ , нарастающие следующим слоем на поверхности корочек из сферолитовых агрегатов. По мере увеличения размеров длиннопризматических кристаллов их грани срастались, замедляя и без того затрудненный ионообмен между внешней средой и остаточным раствором, присутствующим в полостях раковин. Следующий, заключительный этап пиритовой минерализации камер раковин аммонитов протекал в условиях слабого пересыщения кристаллизационного раствора по сульфидам железа. В этот период скорость диффузионного подтока ионов в камеры и скорость изъятия их из раствора растущими кристалла-



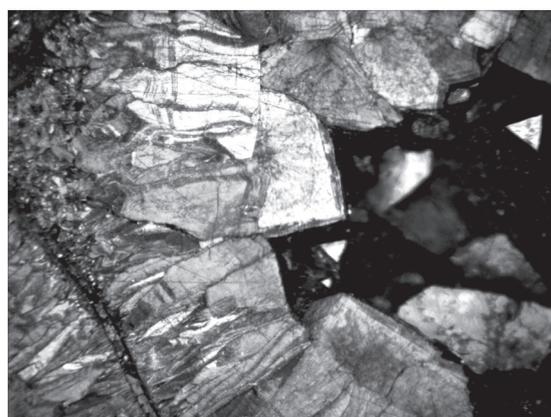
3а



3б



3в



3г

Рис. 3. Фото продольного спила раковины аммонита (а), перегородки (б) и его фрагментов: в – пиритовые сферолиты; г – клиновидный и кубические кристаллы пирита.

ми пирита была примерно одинакова. Установившееся равновесие привело к образованию немногочисленных, относительно крупных индивидов кубического габитуса, на гранях которых хорошо прослеживаются незавершенные слои роста. Такой процесс минерализации биопустот возможен лишь при условии устойчивой миграции ионов в полости камер из окружающей среды.

Приведенный выше анализ особенностей фоссилизации различных по структурно-генетическим признакам остатков головоногих моллюсков показывает существенные отличия в характере их пиритизации. Это обусловлено как своеобразием анатомического

строения скелетных элементов, так и особенностями ионного обмена между новообразованиями  $\text{FeS}_2$  и окружающей средой.

### Список литературы

*Мумта В.В.* О пограничных отложениях келловей и оксфорда бассейна Волги // VM-Novitates, 2003, № 11, 21 с.

*Костылева В.В., Мумта В.В.* Стратиграфия и обстановки осадконакопления средней юры в урочище Тархановская пристань, Татарстан // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Четвертое Всероссийское совещание: научные материалы. 2011. С. 117–118.

## FORMATION OF AUTHIGENIC PYRITE AGGREGATES OVER THE CEPHALOPOD SHELLS FROM THE MIDDLE JURASSIC OF TATARSTAN

O. P. Shilovsky and E. A. Korolev

The analysis of fossilization of cephalopod remains different in structurally-genetic characters shows significant differences in their pyritization resulting from different anatomy of skeletal elements and ion exchange between newly formed  $\text{FeS}_2$  and the environment.

## СЛОИ С *GARANTIANA* В ВЕРХНЕМ БАЙОСЕ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

В.В. Митта<sup>1</sup>, Г. Дитль<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН,  
mitta@paleo.ru

<sup>2</sup>Штутгартский музей естествознания  
gerd.dietl@gmx.de

Урочище Тархановская Пристань, расположенное на правом берегу Волги (Куйбышевского водохранилища) в юго-западной части республики Татарстан (в 40 км севернее г. Ульяновск, рис. 1), получило известность в геологической литературе благодаря открытию здесь отложений позднего келловея (Митта, 2001, 2003 и др.), размытых повсеместно на остальной территории Ульяновского Поволжья. Несмотря на хорошую изученность расположенных ниже по Волге разрезов кимериджских и волжских отложений, в т. ч. лектостратотипа волжского яруса, изученность подстилающих слоев средней юры этого района оставляет желать лучшего. Под верхнекелловейским мергелем здесь развита мощная песчано-глинистая толща, получившая название лаишевской, и относившаяся по споро-пыльцевым комплексам к батскому ярусу (Геология ..., 2003). Определимой макрофауны из этой толщи не было установлено, хотя еще А.П. Павлов (1883, 1884) упоминал двустворчатых моллюсков и белемнитов, найденных им севернее Тархановской Пристань (близ бывш. селения Долиновка). В последние годы в результате интенсивных полевых работ в этом районе в глинистой части лаишевской толщи были найдены остатки головоногих и двустворчатых моллюсков (Митта, 2010; Костылева, Митта, 2011). В настоящем сообщении впервые приводятся определения аммонитов из этой толщи.

### Описание разреза

Выше уреза воды на 4–5 м в коренном обрыве снизу вверх обнажаются (низы разреза закрыты осыпью и оползнями):

#### *Нижний байос (по положению в разрезе)*

1. Алевриты светло-серые слаболинистые, с подчиненными прослоями глин серых алевритовых некарбонатных, с редкими стяжениями марказита. Мощность (видимая) более 3 м.

*Верхний байос (залегает без видимого перерыва в осадконакоплении)*

2. Глины темно-серые коричневатые, алевритистые, некарбонатные, с кристаллами гипса по поверхностям наслоения. В нижней трети слоя отмечены маломощные (до 0.04 м) прослойки алевритов серова-

то-желтых. В кровле наблюдается не выдержанный по простиранию прослой стяжений лимонита желтовато-бурого, с поверхности темно-бурого и черного, мощностью до 0.15 м. В интервале 0.9–1.5 м ниже кровли слоя найдены ядра раковин двустворчатых моллюсков; менее частые давленные ядра и отпечатки мелких аммонитов (*Garantiana* sp., *Othogarantiana* cf. *baculata* (Quenstedt)), очень редкие сильно выщелоченные рostrы белемнитов. Мощность около 4 м.

*Верхний келловей (залегает с разрывом, контакт неровный)*

3. Мергели желтовато-серые, в верхней трети желтые, с включениями железистых оолитов. В подошве маломощный (0.02–0.12 м), выдержанный по простиранию горизонт конденсации, представленный более рыхлой темной породой с железистыми оолитами, окатанными фрагментами фосфатизированных и лимонитизированных ядер (преимущественно жилых камер) и отпечатков umbo аммонитов (*Chamoussetia* cf. *buckmani* Callomon et Wright, *Kepplerites* cf. *galilaeii* (Buckman), *Proplanulites* sp. и др.), обломками рostrов белемнитов и галькой лимонита, участками сцементированные гипсом и кальцитом. В толще слоя многочисленные аммониты – *Quenstedtoceras pseudolamberti* Sintzov, *Q. paucicostatum* (Lange), *Euaspidoceras subbabea-num* (Sintzov), *Klematosphinctes perisphinctoides* (Sintzov) и др. (Митта, 2003), рostrы белемнитов и раковины двустворчатых моллюсков. Мощность до 1.7 м.

*Нижний оксфорд (залегает с разрывом)*

4. Глины темно-серые, известковые, с чешуйчатой отдельностью и разнонаправленными прожилками вторичного гипса. В подошве наблюдается прослой гипс-ярозита, в верхней части встречены редкие глинисто-известковые конкреции. В 0.4 м выше подошвы найдены отпечатки *Cardioceras* ex gr. *praecordatum* R. Douvillé с остатками перламутра, членики морской лилии, рostrы белемнитов. Мощность до 1.8 м.

*Нижний кимеридж (залегает с разрывом)*

5. Глины темно-серые и серые, плотные, известковые, с крупными глинисто-известковыми серыми конкрециями. Редкие находки аммонитов (*Desmosphinctes* sp.) приурочены к конкрециям. Мощность до 4,2 м.

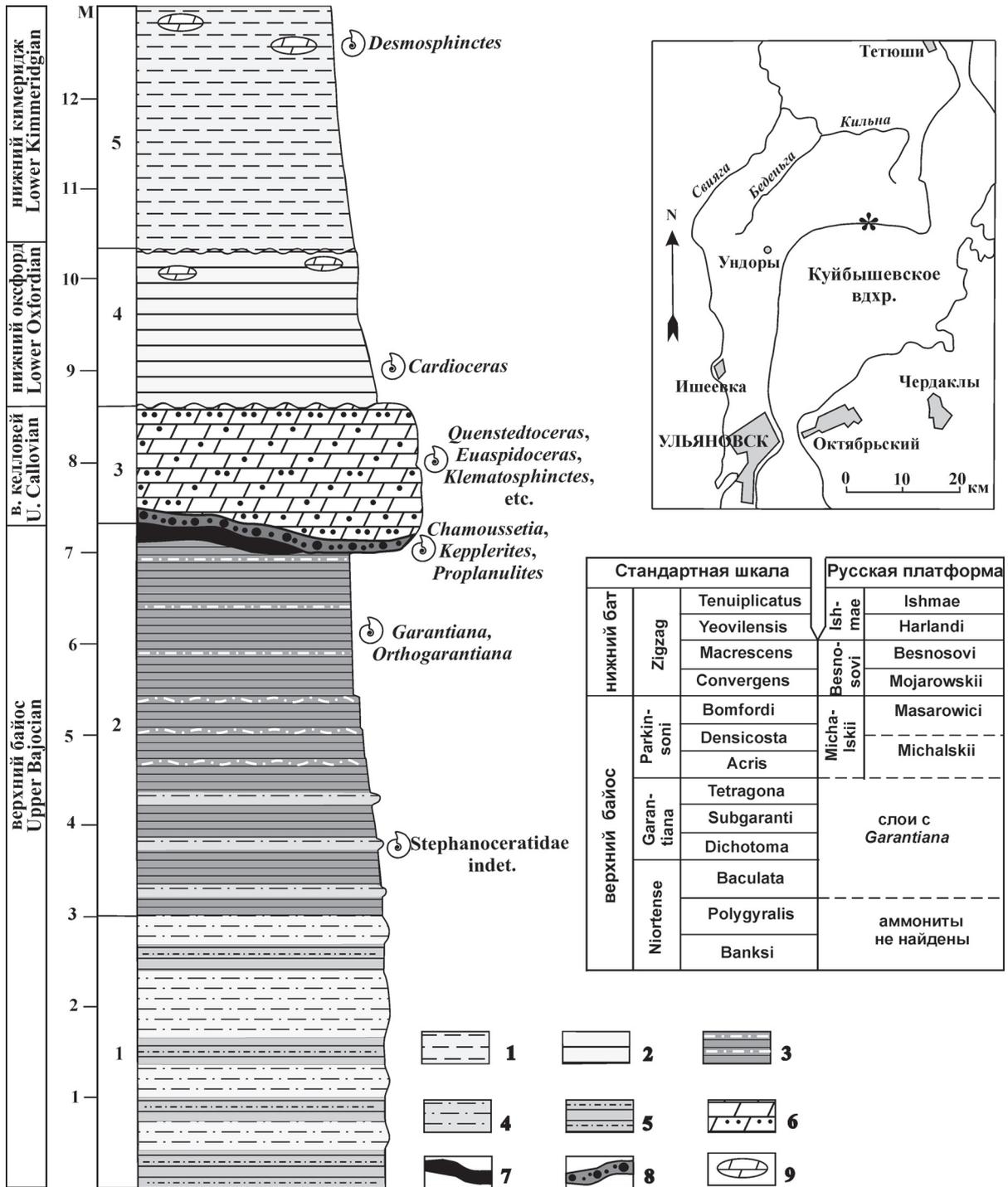


Рис. 1. Разрез юрских отложений «Центральный» в урочище Тархановская Пристань, Татарстан, и схема его расположения; рядом схема сопоставления пограничных стратонов байоса и бата Русской платформы с первичным стандартом.

### Аммониты верхнего байоса

Остатки аммонитов из верхней трети слоя 2 представлены в большинстве своем полностью раздавленными раковинами мелкого размера (диаметр 15–20, редко до 35 мм), или же плохо сохранившимися фрагментами и отпечатками (табл. I, фиг. 1–5). Тем не менее, у захороненных горизонтально экземпляров хорошо видны двух-трехраздельные и частью вставные ребра, с точкой ветвления в нижней трети боковых сторон. Сохранившиеся почти не деформированные фрагменты захороненных субвертикально экземпляров позволяют установить наличие вентральной борозды или уплощения. По краям борозды на ребрах выражены бугорки или шипы; бугорки обычно наблюдаются и на боковых сторонах в месте ветвления ребер. Судя по имеющемуся материалу, в этом интервале распространен только один вид, представленный микроконхами с ушками, с раковинами до 20 мм в диаметре, и вдвое большими по размеру макроконхами с простым устьем. Особенности формы раковины и скульптуры указывают на их принадлежность к родам *Garantiana* Masce 1907, и *Orthogarantiana* Bentz 1928, характеризующим в пределах северной периферии океана Тетис (Зап. Европа, Сев. Кавказ, Ср. Азия) стандартные подзону *baculata* зоны *Strenoceras niortense* и зону *Garantiana garantiana*. Сохранность и количество материала не позволяют определить его иначе, чем в открытой номенклатуре. Отметим, что у большинства известных видов *Orthogarantiana* и *Garantiana* ветвление ребер происходит в средней части боков (Безносов, Митта, 1998; Dietze et al., 2002). Вероятно, новый материал относится к еще не описанным видам. Особенности залегания и сохранности аммонитов указывают со всей определенностью на автохтонный характер захоронения.

Единственный аммонит, найденный в алевроитовых прослоях нижней части слоя 2 (табл. I, фиг. 6), отличается от описанных выше экземпляров точкой ветвления ребер, расположенной в умбиликальной области. При этом бугорки в месте ветвления ребер выражены лучше. Этот экземпляр может быть определен только до семейства (*Stephanoceratidae*).

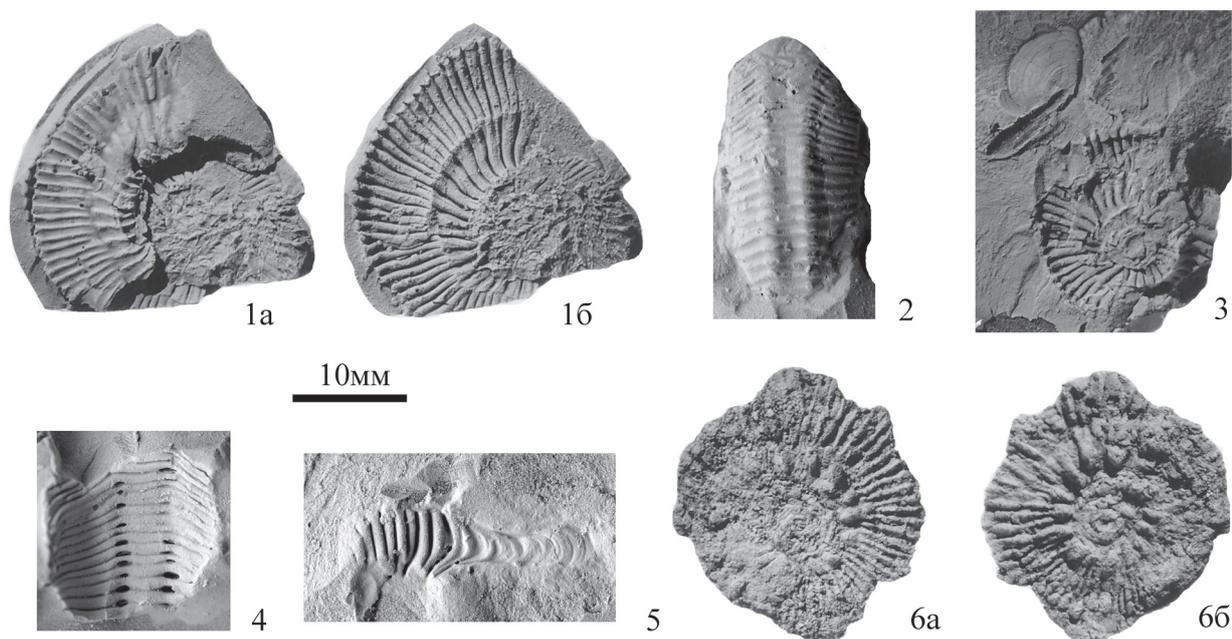
Аммониты рода *Garantiana* нередко упоминаются для Русской платформы в определениях из скважин Саратовско-Волгоградского Поволжья (Салтыков, 2008; и др.), что послужило поводом для выделения в средней части верхнего байоса Унифицированной схемы юрских отложений Русской платформы (1993) стандартной зоны *Garantiana garantiana*. Однако упоминания этих аммонитов «в списках» не были подкреплены изображениями и описаниями или музейными коллекциями. Соответственно, выделение этой зоны в Поволжье (и тем более в качестве регионального био-стратиграфического подразделения) нельзя считать обоснованным. С учетом интервала распространения рода *Garantiana* в целом, но неопределенности нижней и верхней границ его распространения на Русской

платформе, наши находки позволяют выделить здесь *слои с Garantiana*, именно в ранге слоев с фауной. В зональной шкале региона эти слои должны располагаться непосредственно ниже зоны *Pseudocosmocerat michaliskii* верхнего байоса и предположительно соответствовать подзоне *Orthogarantiana baculata* зоны *Strenoceras niortense* и зоне *Garantiana garantiana* стандартной шкалы байоса. В настоящее время это древнейшие слои юры на Русской платформе, достоверно охарактеризованные аммонитами. Выявление морских отложений позднего байоса в Ульяновском Поволжье, охарактеризованных аммонитами тетического происхождения, вносит коррективы и в существующие представления о палеогеографии средней юры.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 11-05-01122, DFG, проект № KE 322/42-1, и Программы Президиума РАН № 28.

### Список литературы

- Безносов Н.В., Митта В.В. Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса – нижнего бата Северного Кавказа // Бюлл. коллекц. фонда ВНИГНИ, № 1. 1998. 70 с.
- Геология Татарстана. Стратиграфия и тектоника. М.: ГЕОС, 2003. 401 с.
- Костылева В.В., Митта В.В. Стратиграфия и обстановки осадконакопления средней юры в урочище Тархановская Пристань, Татарстан // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. СПб.: изд-во Лема, 2011. С. 117–118.
- Митта В.В. О верхнем келловее в окрестностях Ульяновска // Проблемные вопросы региональной и местной стратиграфии фанерозоя Поволжья и Прикаспия. Саратов, 2001. С. 56–57.
- Митта В.В. О пограничных отложениях келловее и оксфорда бассейна Волги // VM-Novitates. № 11. 2003. 21 с.
- Митта В.В. Верхний байос в Среднем Поволжье (Татарстан) // Палеострат 2010. Программа и тезисы докладов годичн. собр. секции палеонт. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва, М., январь 2010. М.: ПИН РАН, 2010. С. 33–34.
- Павлов А.П. Нижневолжская юра. Геологический очерк. Зап. СПб Минер. общ. Сер. 2. Ч. 19. 1884. С. 84–152 (отд. отд. 1883, 69 с.).
- Павлов А.П. Нижневолжская юра. Классификация отложений и списки ископаемых. М., 1884. 25 с.
- Салтыков В.Ф. Средняя юра северной оконечности Дно-Медведицких дислокаций. Саратов: изд. центр «Наука». 2008. 306 с.
- Dietze V., Schweigert G., Callomon J.-H., Gauthier H. *Garantiana*- und frühe Parkinsoni-Zone (Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, SW-Deutschland) mit Bemerkungen zur Phylogenie der Ammonitengattung *Garantiana* Masce, 1907 // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B. 2002. N 315. 89 S.



Фиг. 1. *Garantiana* sp.: 1 – экз. № 5029/098, 1а – отпечаток с частью раздавленной жилой камеры сбоку, 1б – отпечаток; 2 – экз. № 5029/099, немного деформированная раковина с вентральной стороны; 3 – экз. № 5029/100, раздавленная раковина сбоку.  
 Фиг. 4. *Orthogarantiana* cf. *baculata* (Quenstedt), экз. № 5029/101, отпечаток фрагмента с вентральной стороны.  
 Фиг. 5. *Garantiana* (*Pseudogarantiana*) sp., экз. № 5029/102, устьевая часть жилой камеры с ушком.  
 Фиг. 6. *Stephanoceratidae* gen. et sp. indet., экз. № 5029/103, 6а – раздавленная раковина сбоку, 6б – с противоположной стороны.  
 Все оригиналы происходят из сл. 2 разреза «Центральный» в урочище Тархановская Пристань, Тетюшский р-н республики Татарстан; хранятся в Палеонтологическом институте РАН.

## THE GARANTIANA-BEDS IN THE UPPER BAJOCIAN OF THE MIDDLE VOLGA AREA

V.V. Mitta, G. Dietl

The ammonites of the genus *Garantiana* are described for the first time at the Middle Volga area (40 km north of Ulyanovsk). This is the most northern locality of the Bajocian ammonites of Tethyan origin on the Russian platform. New records allow the recognition of the Beds with *Garantiana* in the Volga River area below the *Pseudocosmoceras michalskii* Zone. These two Central Russian biostratigraphic units approximately correspond to the Upper Bajocian of the Standard scale.

# СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ АММОНИТОВ И ДИНОЦИСТ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ НА РУБЕЖЕ ЮРЫ И МЕЛА

Е.Б. Пещевикова<sup>1</sup>, В.В. Митта<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт нефтегазовой геологии и геофизики, Новосибирск,  
PeschevickayaEB@ipgg.nsc.ru

<sup>2</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН,  
mitta@paleo.ru

Актуальность изучения юрско-меловых разрезов Русской платформы определяется сегодня повышенным интересом к пограничному интервалу в связи с выбором границы юры и мела. Затруднительность прямой бореально-тетической корреляции по высокоразрешающим морским группам фауны, обусловленная изолированностью акваторий в этот период, привела к поиску альтернативных методов и более детальному изучению биостратиграфических последовательностей по всем группам фоссилий. В этой связи представляется важным сравнительное изучение разных групп ископаемых — их биоразнообразия и особенностей эволюции и коэволюции в едином бассейне. В настоящем сообщении рассматриваются изменения таксономического разнообразия аммонитов и цист динофлагеллат на протяжении волжского и рязанского ярусов в Среднерусском море (рис. 1, 2).

На рубеже кимериджского и волжского веков среди аммонитов практически одновременно вымирают семейства *Cardioceratidae* и *Aulacostephanidae*. Это вымирание было повсеместным, и может объясняться не только изменением палеогеографических обстановок. Но следующие два семейства, *Orpelliidae* и *Aspidoceratidae*, исчезнувшие на Русской платформе к середине ранневолжского времени, в южных морях дожили до валанжина и готерива. Для позднего ранневолжского и средневолжского интервалов времени для Среднерусского моря характерно абсолютное доминирование потомков атаксиоцератид. Эти аммониты относятся к семействам *Virgatitidae* и *Dorsoplanitidae*. Первые представители виргатитид появились уже в конце кимериджа и были широко распространены в ранневолжское время в пределах суббореальных морей — от Польши на западе и до Севера Сибири; завершается история семейства в середине средневолжского времени уже эндемичным (для Центральной России) номинальным родом. Дорсопланитиды имеют еще более широкое распространение в бореальных бассейнах; в середине волжского века в этом семействе также появляются эндемичные для Центральной России роды. В конце средневолжского времени в Среднерусском бассейне от дорсопланитид отделяется род *Craspedites* (Митта,

1993), после исчезновения здесь предкового семейства (в Сибири дорсопланитиды переходят в берриас) ставший родоначальником нового семейства. Во всем интервале верхневолжского подъяруса *Craspeditidae* представлены всего тремя родами.

Настоящий «взрыв» таксономического разнообразия краспедитид происходит в середине рязанского века, в фазу *Rjasanensis*. В это же время в Среднерусском бассейне отмечается краткосрочное появление аммонитов тетического происхождения — представителей семейств *Neocomitidae* и *Himalayitidae*, благодаря открывшимся с запада и с юга проливам. В следующую фазу рязанского века (*Tzikwinius*), Среднерусское море опять населено многочисленными представителями единственного семейства *Craspeditidae*. В начале валанжинского века таксономическое разнообразие снова оскудевает — хотя появляются первые представители потомков краспедитид, относящиеся уже к семейству *Polyptychitidae*.

Позднеюрско-раннемеловой бассейн Русской платформы являлся фактически соединительным звеном между северными и южными морями, периодически соединяясь с ними системой проливов. Связь с бассейнами северной окраины Тетис прекратилась в начале волжского времени, и возобновилась на короткое время в середине рязанского века. В то же время, судя по периодическим инвазиям среднерусских аммонитов в северные моря, связь с бореальными бассейнами не прерывалась на долгий срок. Вероятно, основным фактором, обусловившим некоторый эндемизм среднерусских аммонитов в волжский век, был температурный режим.

Сообщества диноцист на Русской платформе изучены в верхнем кимеридже, волжском и рязанском ярусах в разрезах Городище и Кашпир на Волге, Мишуково на р. Меня и Никитино на Оке. Диноцисты представлены в основном семейством *Gonyaulacaceae*. Его видовой и родовой состав, значительное видовое разнообразие и обилие сближает эти сообщества с ассоциациями Приполярного Урала, Польши, Дании, Англии и Нидерландов (Pestchevitskaya et al., 2011). Характерной особенностью диноцистовых сообществ Русской платформы является разнообразие семейства

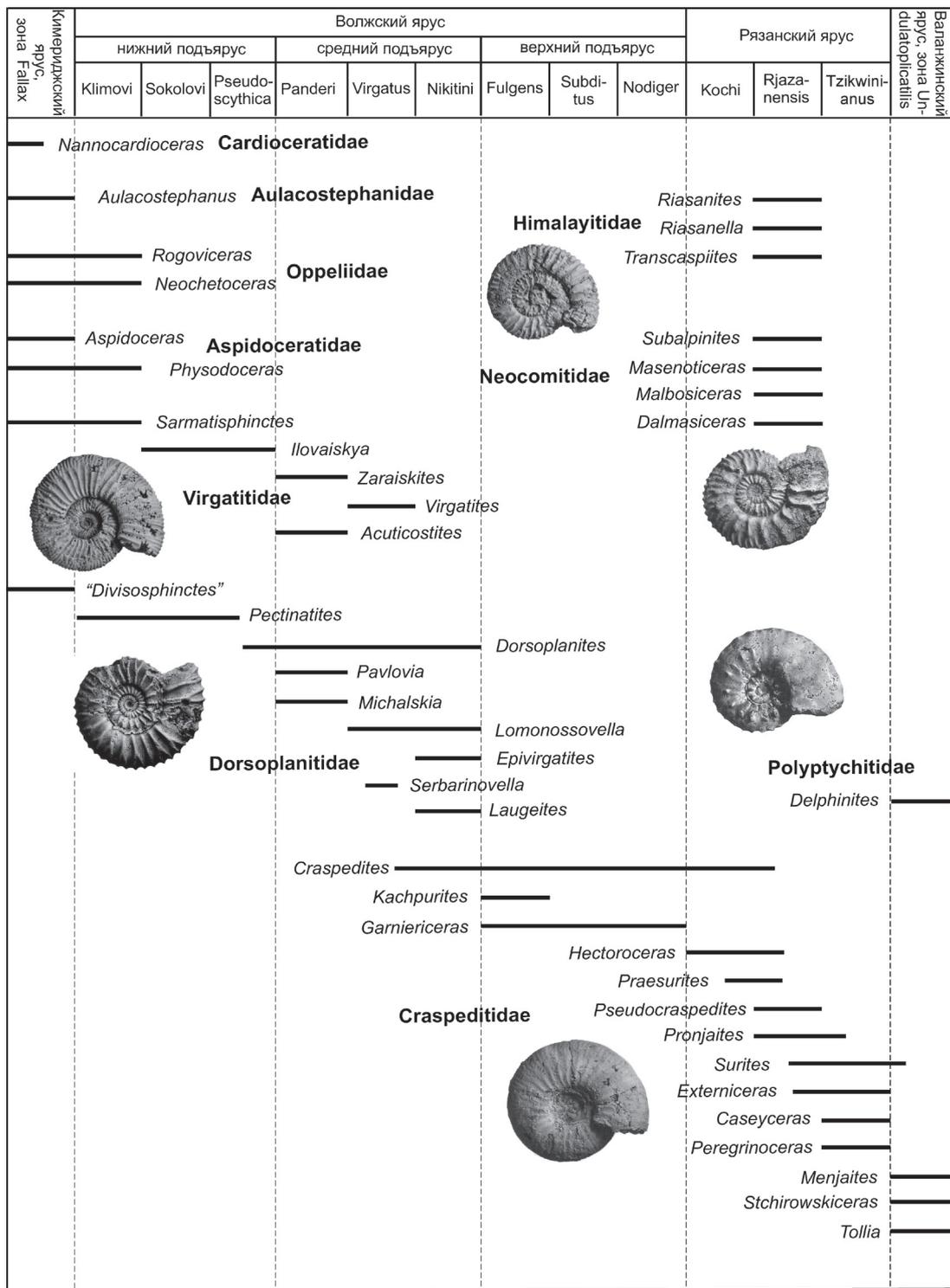


Рис. 1. Распространение таксонов родового и семейственного ранга в пограничных ярусах юры и мела Русской платформы.

Areoligeraceae. Отличием от ассоциаций, установленных в Сибири, Норвегии, Арктической Канаде и на Баренцевоморском шельфе является таксономическая бедность семейства Pareodiniaceae, представители которого встречаются на Русской платформе редко, а

также большее разнообразие диноцистовых сообществ в целом. Диноцистовые последовательности центральных и южных областей Западной Европы очень специфичны и содержат незначительное количество видов, которые встречаются в пределах бореального пояса.



Рис. 2. Обобщенное распределение основных таксонов диноцист в пограничных ярусах юры и мела Русской платформы.

В позднем кимеридже на Русской платформе впервые появляются представители подпорядка Peridiniaceae. Отметим, что эти события наблюдаются почти изохронно и на севере Западной Европы (Powel, 1992). В течение вожского времени происходит обновление ви-

дового состава семейства Gonyaulacaseae, что также характерно для диноцистовых сообществ Северного моря, Польши, Болгарии, Приполярного Урала и Сибири (Pestchevitskaya et al., 2011). Важным эволюционным событием является возникновение в средневожское время

семейства Ceratiaceae (род *Muderongia*), расцвет которого приходится на мел. В Западной Европе появление *Muderongia* отмечается в позднем кимеридже (фаза Palasioides), и практически на том же уровне это событие наблюдается в Северной Африке (Riding et al., 2000).

В поздней волге на Русской платформе появляется пять родов диноцист, разнообразие которых характерно уже для мелового периода (Powel, 1992). Хотя следует отметить, что появление видов *Oligosphaeridium patulum* и *Klethriasphaeridium porosispinum* отмечалось ранее на Русской платформе и для более древних интервалов, фазы Klimovi и Panderi соответственно (Riding et al., 1999). На севере Западной Европы они появляются в кимеридже, в фазы Cymodose и Hudlestoni (Powel, 1992). Нужно отметить появление рода *Spiniferites*, что также наблюдается в позднем титоне Болгарии и поздней волге Приполярного Урала и предполагает наличие для динофлагеллат путей миграции между южными и северными акваториями. В конце поздней волги появляется новый род *Artea* в составе семейства Ceratiaceae. Этот интервал также интересен тем, что здесь наблюдается несколько событий, которые могут свидетельствовать о связях между сообществами диноцист Русской платформы не только с севером Западной Европы, но также с Арктической Канадой, Багамским бассейном, и юго-восточной Канадой и Антарктикой: исчезновение *Egmontodinium polyplacophorum*, *Hystriochodinium ?lanceatum*, *Cribroperidinium nuciforme* и появление *Circulodinium colliveri*, соответственно (Pestchevitskaya et al., 2011). Связь с южными областями предполагает существование южного пролива, соединяющего Среднерусский бассейн с Тетис. О его мелководности и специфическом морском режиме может свидетельствовать то, что вновь появившийся таксон относится к семейству Areoligeraceae, представители которого часто рассматриваются как индикатор опресненных обстановок и лагун или нестабильного морского режима. В рязанский век на Русской платформе наблюдается обновление семейств Ceratiaceae и Gonyaulacaceae за счет появления меловых форм. Наиболее ярко оно проявилось в конце фазы Rj-*asanensis* и фазу Tzikwinianus, что соответствует времени распространения слоев с динокомплексом K1.

Таким образом, в эволюции сообществ аммонитов и динофлагеллат Русской платформы наблюдаются общие тенденции. В ранневожжское время среди аммонитов появляются первые предковые формы, дающие в средней волге начало новому семейству, расцвет которого (и его потомков) приходится на мел. Среди динофлагеллат представители семейств и родов, достигающих значительного развития в меловых альгофлорах, начинают появляться несколько позже, в средней и поздней волге. Тем не менее, для обеих групп вожжский век является переходным этапом в эволюции, для которого характерно постепенное обновление юрских сообществ и зарождение новых форм. Для рязанского века характерно увеличение разнообразия аммонитов и динофлагеллат, сопровождающееся появлением новых меловых форм, что во многом было связано с возникновением проливов и возобновлением связей, как с северными, так и с южными морскими акваториями.

Статья является вкладом в работу Международной комиссии по стратиграфии (ICS); работа выполнена при поддержке Программ Президиума РАН № 21, 25, 28 и гранта РФФИ № 12-05-00537-а.

### Список литературы

- Mumma B.B.* Аммониты и зональная стратиграфия средневожжских отложений Центральной России. Киев: Геопрогноз, 1993. 132 с.
- Pestchevitskaya E., Lebedeva N., Rybokon A.* Uppermost Jurassic and lowermost Cretaceous dinocyst successions of Siberia, Subarctic Urals and Russian Platform and their interregional correlation // *Geol. Carpathica*. 2011. V. 62. № 3. P. 189–202.
- Powel A.J.* (ed.) A stratigraphic index of dinoflagellate cysts. London: Chapman & Hall, 1992. P. 1–290.
- Riding J.B., Poulsen N.E., Bailey D.A.* Taxonomic study of the dinoflagellate cyst *Muderongia simplex* Alberti 1961 and related species // *Palynology*. 2000. V. 24. P. 21–35.
- Riding J.B., Fedorova V.A., Ilyina V.I.* Jurassic and Lowermost Cretaceous dinoflagellate cyst biostratigraphy of the Russian Platform and Northern Siberia, Russia // *AASP Contribution Series*. V. 36. Dallas: AASPF, 1999. P. 1–180.

## COMPARATIVE ANALYSIS OF THE DEVELOPMENT OF AMMONITE AND DINOCYSTS COMMUNITIES OF THE RUSSIAN PLATFORM THROUGHOUT JURASSIC–CRETACEOUS BOUNDARY

E.B. Pestchevitskaya and V.V. Mitta

Comparative analysis of Upper Jurassic and Lower Cretaceous communities of ammonites and dinocysts from the Russian Platform has been revealed similar evolutionary trends. The inceptions of several new forms, further giving rise to the Cretaceous ones, are observed in the Volgian, which can be regarded as a transitional stage in the evolution of both groups. The Rj-*asanian* is characterized by an increased diversity of ammonites and dinocysts associated with the appearance of typical Cretaceous taxa.

# СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ АММОНИТОВ БЕРРИАСА ПОЛЬШИ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ (ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ)

В.В. Митта<sup>1</sup>, И. Плох<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
mitta@paleo.ru

<sup>2</sup>Национальный исследовательский институт (NRI)  
izabela.ploch@pgi.gov.pl

Начало мелового периода в Северном полушарии ознаменовалось значительным событием. После долгой взаимной изоляции бореальных и тетических морских бассейнов на протяжении всего титонского (=волжского) века, эти бассейны на короткое время соединились между собой. Свидетельством этого является наличие смешанной бореально-тетической фауны аммонитов в берриаском (=рязанском) ярусе Центральной России, Польши и Мангышлака. Польский и Мангышлакский бассейны развивались по окраинам Русской платформы, а Среднерусское море имело постоянную связь с Печорским и Сибирским бассейнами. Возникновение проливов, соединивших эти моря — главное событие раннего мела, создавшее предпосылки для бореально-тетической корреляции отложений этого времени. Таким образом, переизучение аммонитовых ассоциаций берриаса Польши имеет большое значение, особенно в связи с публикацией новых данных по уточнению систематического состава аммонитов рязанского яруса Центральной России (Митта, 2011, и др.). Материалом для исследования послужили аммониты из керна скважин Польши, хранящиеся в Геологическом Музее Польского геологического института (в т.ч. оригиналы к работам Marek, 1967; Raczyńska, 1967; Marek, Raczyńska, 1979; Marek, Szulgina, 1996; и др.).

В изученной коллекции привлекают внимание специфические экземпляры с сильно изгибающимися ребрами, описанные как *Neocomites cf. platycostatus* Sayn (Marek, 1967, табл. II, фиг. 5, 6) и этикетированные как *Neocosmoceras*. По нашему мнению, эти аммониты относятся к новому виду рода *Riasanella*. Этот род характерен для низов зоны Rjasanensis Центральной России.

Хорошо различаются раковины и их фрагменты, относящиеся к *Riasanites swistowianus* (Nikitin) (табл. I, фиг. 1, 2; Marek, 1967, табл. II, фиг. 1. Но большинство рязанитов относится, вероятно, к новому виду, характеризующемуся доминированием простых и вставных ребер (табл. I, фиг. 3–5). Часть этих аммонитов описана как *R. rjasanensis* (Wenetzky) (Marek, 1967, табл. I, фиг. 8, 9; табл. II, фиг. 2, 3) и *Surites cf. kozakowianus* (Bogoslawski) ((Marek, 1967, табл. IV, фиг. 7). К этому же виду *Riasanites* скорее всего относятся аммониты,

описанные как *Surites cf. subtzikwinianus* (Bogoslawski) (Marek, 1967, табл. IV, фиг. 4), *S. cf. spasskensis* Nikitin (Raczyńska, 1967, табл. I, фиг. 4), и несколько не изображенных фрагментов. Рязаниты также характерны для зоны Rjasanensis Центральной России.

Несколько фрагментов, определенных на этикетках как *Polyptychites* sp. из валанжина, относятся к *Surites* sp. из зоны Tzikwinianus рязанского яруса.

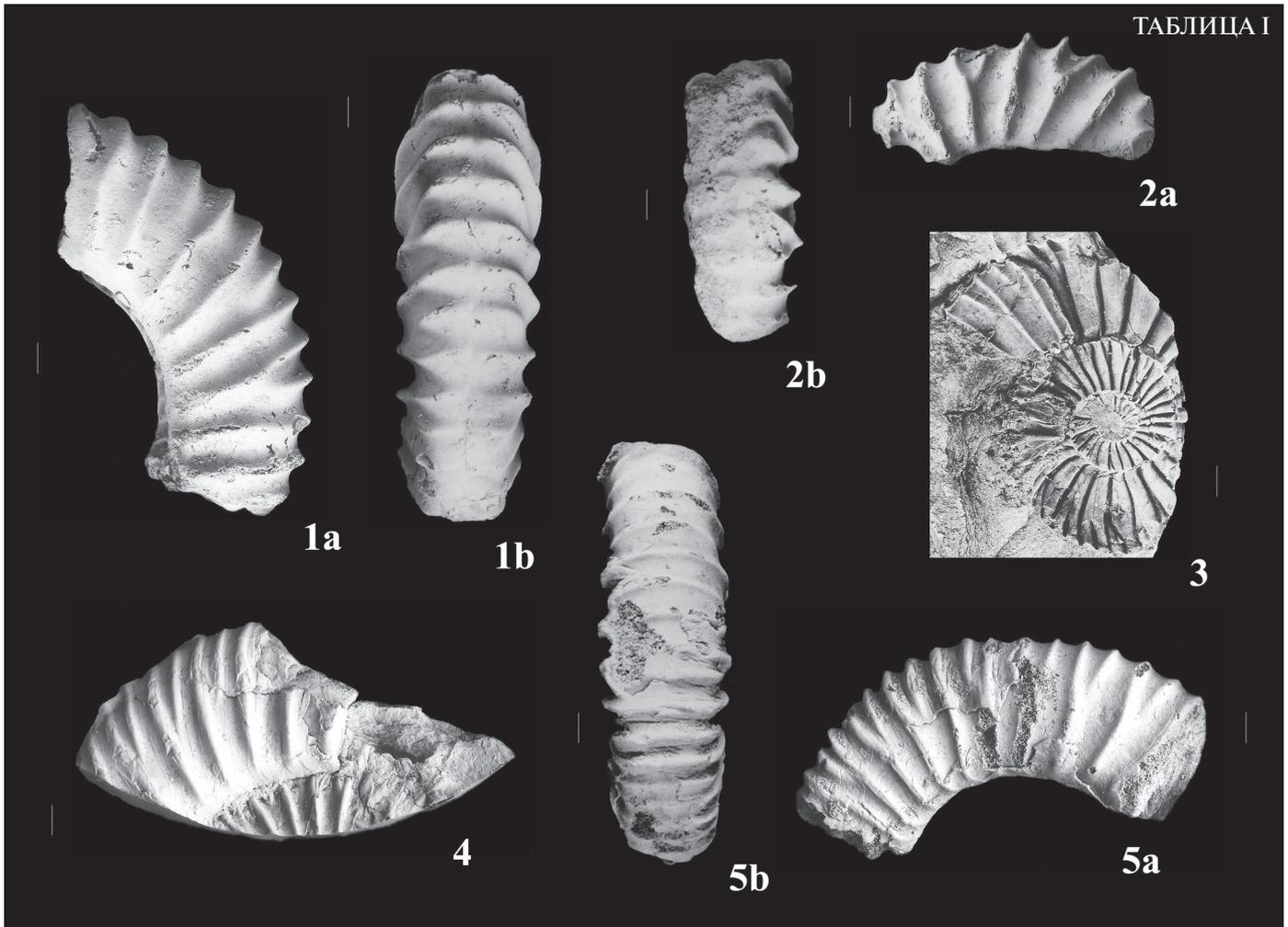
Аммонит хорошей сохранности, этикетированный как *Polyptychites orbitatus* Koenen, близок к среднерусским аммонитам из базальной части валанжина (зона *Unduloplicatilis*) р. Меня (Чувашия), описанным как *Stchirowskiceras* и *Subpolyptychites* (Сазонова, 1977).

В стратиграфических схемах Польши в берриасе выделяются слои с *Riasanites*, *Himalayites* и *Picteticeras* внизу, и слои с *Surites*, *Euthymiceras* и *Neocosmoceras* вверху (Marek, Rajska, 1997). Эти два стратона сопоставлялись соответственно с зонами Occitanica и *Boissieri* стандартной шкалы берриаса. Выше располагаются слои с *Platylenticeras*, *Neocomites*, и *Karakaschiceras* валанжина, соответствующие хронозоне Petransiens. Пересмотр определений позволяет предположить несколько иной вариант схемы берриаса и базальной части валанжина Польши, в общих чертах вполне соответствующий шкале одновозрастных отложений Русской платформы. В нашей версии польский берриас расчленяется на зоны Rjasanensis и Tzikwinianus (стандартные зоны рязанского яруса), которые перекрываются аналогом зоны *Unduloplicatilis* валанжина.

Сравнительное изучение аммонитов и других групп ископаемых нижнего мела Польши и Центральной России будет продолжено, для достижения более детальной корреляции отложений. Статья является вкладом в работу Международной комиссии по стратиграфии (ICS); работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН № 28.

## Список литературы

Mumma V.V. Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: род *Riasanella* gen. nov. // Палеонтол. журн. № 1. 2011. С. 14–21.



Фиг. 1, 2. *Riasanites swistowianus* (Nikitin): 1a,b – PIG № 1652.П.35, скважина Wańków 7/17, глубина 209.0–215.0 м; 2a,b – PIG № 1652.П.32, скважина Chrośna, глубина 167.2–167.5 м.  
 Фиг. 3–5. *Riasanites* sp. nov.: 3 – PIG № 1652.П.26 (изображен в Marek, 1967, табл. II, фиг. 2), скважина Ксупіа IG 2, глубина 273.8 м; 4 – PIG № 1652.П.21, скважина Ксупіа IG 2, глубина 266.6–266.75 м; 5a,b – PIG № 1652.П.33 (изображен в Marek, 1967, табл. I, фиг. 8 a, b), скважина Chrośna, глубина 167.2–167.5 м.  
 Оригиналы хранятся в Геологическом музее Польского института геологии, Варшава.

Сазонова И.Г. Аммониты пограничных слоев юрской и меловой систем Русской платформы // Тр. ВНИГНИ. 1977. Вып. 185. 97 с.

Marek S. Infrawalanzyn Kujaw // Inst. Geol. Biul. 1967. V. 200. P. 133–236.

Marek S. Kreda dolna. Formalne i nieformalne jednostki litostratygraficzne / Epikontynentalny perm i mezozoik w Polsce // Pr. Państw. Inst. Geol. 1997. V. 153. P. 351–362.

Marek S., Raczynska A. Obecny podział litostratygraficzny epikontynentalnej kredy dolnej w Polsce i propozycje jego uporządkowania // Kwartalnik Geol. 1979. V. 23. P. 634.

Marek S., Rajska M. Kreda dolna. Biostratygrafia. Makrofauna / Epikontynentalny perm i mezozoik w Polsce // Pr. Państw. Inst. Geol. 1997. V. 153. P. 333–347.

Marek S., Szulgina N. Biostratigraphic correlation between Lower Cretaceous deposits in the central region of East-European Platform and the Polish Lowlands // Geol. Quarterly. 1996. V. 40. P. 129–140.

Raczynska A. Stratygrafia i sedimentacja osadów kredy dolnej w Polsce zachodniej // Inst. Geol. Biul. 1967. V. 210. P. 129–181.

**COMPARATIVE STUDY OF THE BERRIASIAN AMMONITES  
OF POLAND AND CENTRAL RUSSIA (PRELEMINARY DATA)**

**V.V. Mitta, I. Ploch**

The preliminary results of revision and comparative study of Berriasian assembles from the Central Russia, and Poland allowed to specify some previous definitions of Berriasian informal division in Polish basin and ammonite correlation with the Central Russia basin (Marek, 1967, 1997; Marek & Raczyńska, 1979; Marek & Szulgina, 1996; Raczyńska, 1967). This analyze was an attempt to precise patter of ammonites migration and periods of connection between studied basins. The Berriasian ammonites from the Polish basin stored in the Geological Museum, Polish Geological Institute NRI were obtained from drill cores and their correlation with central Russia material from outcrops allowed to obtain much better identification. Within the Polish material some previously described as *Riasanites* cf. *rjasanensis* forms were identified as *Riasanites swistowianus*. Some forms described before as *Neocosmoceras* or *Neocomites* were revised as *Riasanella*, and “*Surites*” was revised as *Riasanites*. Some fragments of described before as *Polyptychites* are now interpreted as *Surites*. In collections also a specimen of the Valanginian *Stchirowskiceras* was identified. This could change stratygraphical schema - informal units “beds” for Polish Berriasian. The study of Berriasian material will be continued to find more complete correlation and stratigraphy of both basins.

## К ХАРАКТЕРИСТИКЕ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ РАННЕАПТСКИХ АММОНОИДЕЙ В БАССЕЙНЕ РУССКОЙ ПЛИТЫ

Ю.Д. Захаров<sup>1</sup>, Е.Ю. Барабошкин<sup>2</sup>, И.А. Михайлова<sup>2</sup>, О.П. Смышляева<sup>1</sup>,  
П.П. Сафронов<sup>1</sup>, Т.Б. Афанасьева<sup>1</sup>, Т.А. Веливетская<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток

<sup>2</sup>Московский государственный университет, Москва

Детальный анализ стабильных изотопов кислорода и углерода хорошо сохранившихся раковин моллюсков из верхнего баррема и нижнего апта Ульяновской области (рис. 1) позволил получить новые данные об условиях их обитания.

Отбор проб для анализов производился из узких полос, ориентированных параллельно линиям роста моллюсков с целью получения материала, секретированного в разные сезоны года (в течение одного-трех последних лет их существования). Контроль диагенетических изменений раковин проводился по:

1) визуальным признакам, 2) минеральному составу (содержание арагонита определялось с помощью рентгеноструктурного анализа), 3) степени сохранности микроструктуры (с помощью СЭМ: рис. 2). Изотопные исследования произведены в Аналитическом центре ДВГИ ДВО РАН (Владивосток) на масс-спектрометре Finnigan MAT-252. Лабораторный стандарт откалиброван по международному стандарту NBS-19.

Как известно, в конце баррема мелководный полуизолированный бассейн Русской плиты (РП) имел морскую связь только с бореальным бассейном и вследствие этого характеризовался невысокими температурами воды и обедненным составом фауны (Барабошкин, 2007). В начале раннего апта при широком раскрытии Мезенско-Печорского пролива, а во время *Deshayesites volgensis*, при открытии Каспийского пролива, в Русское море-пролив начали поступать теплые тетические воды. Это привело к резкому росту разнообразия биоты и, в частности, аммонитов (Барабошкин, Михайлова, 2002). При этом бассейн по-прежнему оставался мелководным.

Нами, с учетом предшествующих исследований (Захаров и др., 2006), установлено, что арагонитовые плано-спиральные раковины неритовых некто-бентосных *Deshayesites* и нектонных *Sinzovia* из нижне-аптской зоны *Deshayesites volgensis* (см. рис. 1) были сформированы при палеотемпературах 26,7–33,2° С и 27,5–28,9° С соответственно. Они отвечают придонным температурам моря-пролива, поскольку сходные значения (30,6° С) были полученные по арагониту двустворки *Neocomiceramus volgensis* (Glas.). В близких условиях происходила секреция арагонитовых раковин неритовых полупланктонных гетероморфов – как

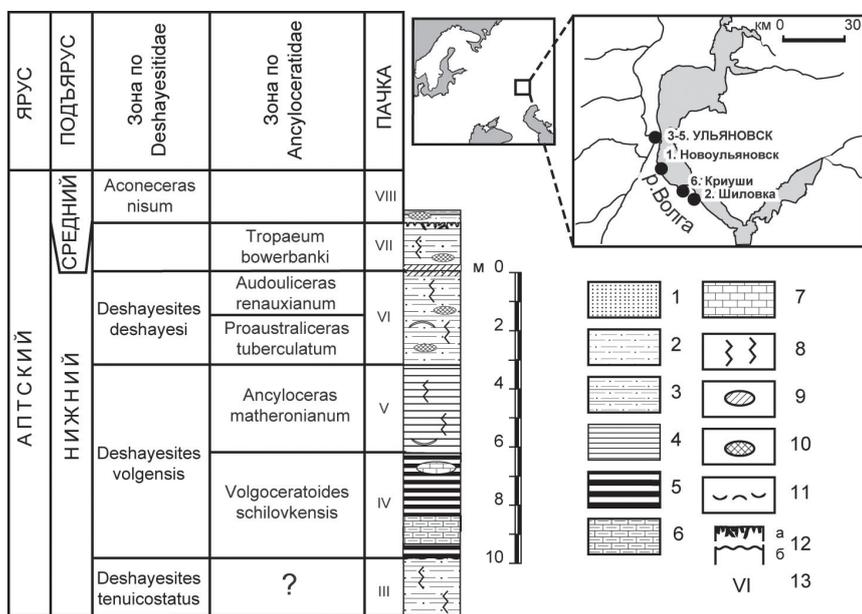


Рис.1. Схема изученных местонахождений в Ульяновской области (на врезке) и строение разреза нижнего апта (по Барабошкин, Михайлова, 2002; с изменениями). Верхний баррем: 1 – Новоульяновск (*Corbiculidae?* gen. et sp. indet.; *Oxyteuthis* sp.); нижний апт: 2 – Шиловка (*Neocomiceramus volgensis*, *Deshayesites volgensis*, *Sinzovia sazonovae*, зона volgensis; *?Acrioceras* sp., зона deshayesi/renauxianum); 3 – бичевник у г. Ульяновск (*Deshayesites volgensis*, *Sinzovia sazonovae*, *Volgoceratoides schilovkensis*, зона volgensis); 4 – Соловьев овраг (*Proaustraliceras tuberculatum*; зона deshayesi/tuberculatum); 5 – Новый мост (*Helicancylus?* cf. *philadelphius*; зона bowerbanki; *Neocomiceramus volgensis*; зона volgensis); 6 – Криуши (*Deshayesites volgensis*; зона volgensis). Условные обозначения: 1 – пески, 2 – алевроиты, 3 – переслаивание песков и глин, 4 – глины, 5 – горючие сланцы, 6 – глинистые известняки, 7 – известняки, 8 – биотурбации, 9 – сидеритовые конкреции, 10 – конкреции сульфидов, 11 – раковинный детрит, 12 – контакты (а – «рыхлое дно», б – эрозийный), 13 – номер пачки.

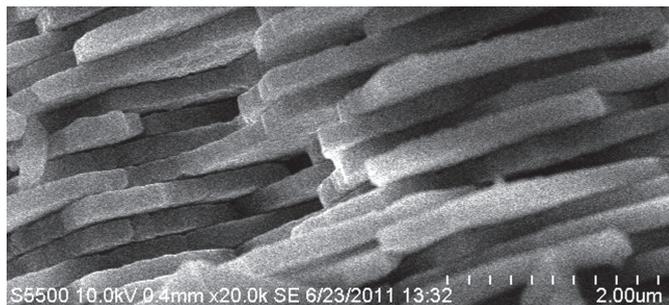


Рис. 2. *Deshayesites volgensis* Sasonova, экз. № 45/96: хорошо сохранившаяся первичная микроструктура перламутрового слоя наружного оборота раковины при  $B = 30$  мм.

мелких *Volgoceratoides schilovkensis* Mich. et Bar. (27,–1°C) из зоны *volgensis/schilovkensis* и *Acrioceras?* sp. (27,0–29,5°C) из зоны *deshayesi/renauxianum*, так и крупных *Proaustraliceras tuberculatum* (Sinz.) (29,2–33,–1°C) из зоны *deshayesi/tuberculatum*. Гетероморф *Helicancylus?* cf. *philadelphius* (Anders.) из зоны *bowerbanki*, формировал арагонитовую раковину при более высоких температурах (32,8–35,2°C). Последний отличается и наиболее высокими значениями  $\delta^{13}\text{C}$  (до 5‰), что предшествует событию OAE1a (Selli event) и отвечает максимуму температурной кривой (Барабошкин, 2007).

Полученные данные показывают, что исследованные мономорфные и гетероморфные аммониты обитали в близких условиях водного столба мелководного бассейна. Температуры роста их раковин менялись (росли) в связи с общим изменением (ростом) температуры водной массы бассейна. Это становится очевидным, если расположить полученные данные в стратиграфическом порядке (рис. 3).

В отличие от раннеаптских моллюсков Ульяновской области, позднебарремские двустворчатые моллюски *Corbiculidae?* gen. et sp. indet. и белемниты *Oxyteuthis* sp. этого же района характеризуются значительно более высокими значениями  $\delta^{18}\text{O}$ , отражающими низкие палеотемпературы (соответственно 16,9 и 10°C). Это вполне согласуется с полученными ранее палеогеографическими данными (Барабошкин, 2007).

Результаты сравнения с изотопными данными по позднеальбским аммоноидеям средних широт (Мангышлак, Хоккайдо) свидетельствуют о том, что

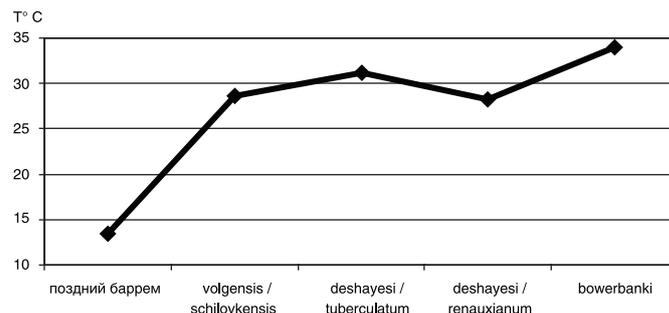


Рис. 3. Средние значения палеотемператур, полученные по раковинам изученных моллюсков для разных интервалов разреза.

раннеаптский климатический оптимум, существование которого подтверждается палеоботаническими и литологическими данными по Дальнему Востоку (Takashima et al., 2007; Волинец, 2011), палинологическими и модельными данными по Русской плите, Кавказу, Крыму и другим регионам (Барабошкин, 2007), отличался от позднеальбского относительно более высокими палеотемпературами.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов ДВО РАН 09-III-A-08-402, РФФИ (гранты 10-05-00276, 10-05-00308) и ФЦП «Научно-педагогические кадры инновационной России».

## Список литературы

- Барабошкин Е.Ю. Раннемеловые проливы Северного полушария // Пролиты Северного полушария в мелу и палеогене. М.: Геол. ф-т МГУ, 2007. С. 6–59.
- Барабошкин Е.Ю., Михайлова И.А. Новая стратиграфическая схема нижнего апта Среднего Поволжья // Стратигр. Геол. Корр. Т. 10. 2002. No.6. С. 82–105.
- Волинец Е.Б. Геология и условия формирования апт-сеноманских отложений северо-западного Приморья. Автореф. канд. дисс. Владивосток: ДВГИ ДВО РАН, 2011. 26 с.
- Захаров Ю.Д., Смышляева О.П., Попов А.М., Шигэта Я. Изотопный состав позднемезозойских органогенных карбонатов Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 204 с.
- Takashima R., Sano Sh.-I., Iba Y., Nishi H. The first Pacific record of the Late Aptian warming event // J. Geol. Soc. London. V. 164. 2007. P. 333–339.

## ON ECOLOGICAL LIFE CONDITIONS OF THE EARLY APTIAN AMMONOIDS AT THE RUSSIAN PLATFORM AREA

Yu.D. Zakharov, E.Yu. Baraboshkin, I.A. Mikhailova, O.P. Smyshlyayeva,  
P.P. Safronov, T.B. Afanasyeva, T.A. Velivetskaya

The detail results of analysis of the stable oxygen and hydrogen in intact mollusks shells from the Upper Barremian and Lower Aptian of Ulyanovsk region are presented. On these data the ecological life conditions of mollusks have been reconstructed.

# БИОСТРАТИГРАФИЯ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ ПО АММОНОИДЕЯМ

Елена А. Яхт-Языкова

Uniwersytet Opolski, Zakład Paleobiologii, Katedra Biosystematyki, Opole, Poland  
 eyazykova@uni.opole.pl

Проведена ревизия всех известных на настоящий момент данных, касающихся находок аммонитов на Востоке России, уточнена разработанная ранее схема (Yazykova 1994) биостратиграфического расчленения средне-верхнемеловых отложений Дальнего Востока России (рис. 1,2) с учетом детальных исследований уровней биотических и абиотических событий (Jagt-Yazykova, 2011). Проведено сопоставление с биостратиграфическим расчленением по иноцерамам (Зонова, 1993; в печати) и радиоляриям (Казинцова, 2000, Вишневская, 2001) (рис. 1,2), корреляция с сопредельными регионами (Япония по Toshimitsu et al., 1995) и показаны возможности проведения глобальных корреляций.

## Список литературы

Вишневская В.С. Радиоляриевая биостратиграфия юры и мела России. Геос, Москва. 2001. С. 1-374.

Зонова Т.Д., Казинцова Л.И., Языкова Е.А. Атлас руководящих групп меловой фауны Сахалина. СПб. Недра, 1993. 327 с.

Казинцова Л.И. Радиолярии альба-маастрихта западного Сахалина. В: Афанасьева, М.С., Вишневская, В.С. (ред.). Радиоляриология на пороге столетия: современное состояние и перспективы. Материалы Семинара по радиоляриям (19–24 июнь, 2000). 2000. С. 31–33.

Яхт-Языкова Е.А., Зонова Т.Д. Палеогеографическое распространение меловых аммоноидей Тихоокеанского побережья России. Стратиграфия. Геологическая Корреляция. (в печати).

Toshimitsu S., Matsumoto T., Noda M. et al. Towards an integrated of mega-, micro- and magneto-stratigraphy of the Upper Cretaceous in Japan. Journ. Geol. Soc. Japan, 1995. V. 101. P. 19–29.

Yazykova E.A. Ammonite biozonation and litho-/chronostratigraphy of the Cretaceous in Sakhalin and adjacent territories of Far East Russia, Acta Geol. Pol. 2004. V.54. P. 273–312.

Jagt-Yazykova E.A. Palaeobiogeographical and palaeobiological aspects of mid- and Late Cretaceous ammonite evolution and bio-events in the Russian Pacific. Scripta Geologica. 2011. V. 143.

ярус	полярус	свита	О-ва САХАЛИН и ШИКОТАН (Южно-Курильская гряда)			
			Зоны по иноцерамидам (Зонова)	Зоны по аммонитам (Yazykova, 2004)	Комплексы радиолярий (Казинцова 2000)	
Маастрихтский	верхний	Красноярская	5	<i>Korjakkia kociubinskii</i> <i>Shachmaticeramus kusiroensis</i> , <i>Inoceramus hetonaianus</i>	<i>Pachydiscus (P.) flexuosus</i> , <i>P. (Neodesmoceras) gracilis</i>	<i>Pachydiscus (P.) subcompressus</i> <i>Amphipyndax tylotus</i>
			4	<i>Shachmaticeramus shikotanensis</i>	<i>Pachydiscus (Neodesmoceras) japonicus</i>	<i>Pseudotheocampe abschnitta</i>
Кампанский	верхний	Красноярская	3	<i>Inoceramus aff. balticus</i>	<i>Canadoceras multicostratum</i>	
			2	<i>Schmidticeramus schmidti</i>	<i>Pachydiscus (P.) aff. egertoni</i>	<i>Pseudoaulophacus floresensis</i> - <i>Stichomitra livermorensis</i>
Кампанский	нижний	Красноярская	10	<i>Pennatoceras orientalis</i> <i>Inoceramus nagaoui</i>	<i>Canadoceras kossmati</i> <i>Anapachydiscus naumanni</i>	<i>Spongostaurus (?) hokkaidoensis</i> - <i>Hexacantium sp.</i>
			9	<i>I. aff. undulatopticatus</i>	<i>Menuites menu</i>	<i>Archaeospongoprunum bipartitum</i> - <i>Patulibracchium petroleumensis</i>
Сантоцкий	ниж. верхн.	Былковская	8	<i>Inoceramus amakusensis</i>	<i>Texanites (Plesiotexanites) kawasakii</i>	<i>Orbiculiforma persenex-Phaseliforma sp.</i>
			7	<i>Inoceramus mihoensis</i>	<i>Peroniceras sp.</i> <i>Forresteria (F.) alluaudi</i>	<i>Orbiculiforma vacaensis</i> - <i>Squinabolella putahensis</i>
Коньянский	ниж. ср. вер.	Былковская	6	<i>Inoceramus uwajimensis</i>	<i>Jimboiceras mihoense</i>	<i>Orbiculiforma quadrata</i> - <i>O. monticelloensis</i>
			5	<i>Inoceramus teshioensis</i> , <i>Mytiloides incertus</i>	<i>Subprionocyclus sp.</i>	
Туронский	средний	Былковская	4	<i>Inoceramus hobetsensis</i> , <i>I. iburiensis</i>	<i>Jimboiceras planulatiforme</i> <i>Romaniceras (Yubar.) ornatissimum</i> <i>Scaphites planus</i>	<i>Crucella cachensis</i> - <i>Alievium superbum</i>
			3	<i>Mytiloides aff. labiatus</i>	<i>Fagesia sp.</i>	
Сеноманский	верхний ср.	Найблинская	2	<i>Inoceramus aff. tenuis</i>	<i>Desmoceras (Pseudouhligella) japonicum</i>	<i>Haliomma sachalinica</i> - <i>Dictiomitra multicostrata</i>
			1	<i>Inoceramus pennatulus</i> - <i>I. gradilis</i>	<i>Calycoceras sp.</i> <i>Acanthoceras sussexiense</i>	<i>Lipmanium sacramentoensis</i> - <i>Archaeodictyomitra squinaboli</i>
Альбский	верхний	Айская	5	<i>Actinoceras nipponicus</i> - <i>Inoceramus tamurai</i>	<i>Mantelliceras sp.</i>	
			4	<i>Inoceramus aff. crippei</i>	<i>Desmoceras (D.) kossmati</i>	
Альбский	нижний	Айская	2	<i>Inoceramus anglicus</i> , <i>I. aiensis</i>	<i>Cleoniceras sp.</i>	<i>Crolanium quadrangulatum</i> - <i>Spongurus sp.</i>
			1			<i>Xitus plenus</i> - <i>Pseudodictyomitra lodogaensis</i> <i>Orbiculiforma multangula</i> - <i>Crolanium triquetrum</i>

Рис. 1. Схема биостратиграфического расчленения средне-верхнемеловых отложений Сахалина.

		Северо-Восток России (Корякия, Понтонейские горы, Пенжинская Губа)		
ярус		Зоны по иноцерамам Зона	Зоны по аммонитам Языкова (Yazykova 2004)	Комплексы радиоларий Вишневецкая (2001)
маастрехтский	верхний	<i>Korjaktia kociubinskii</i>	<i>Pachydiscus</i> ( <i>P.</i> ) <i>flexuosus</i> , <i>P. (Neodesmoceras)</i> <i>gracilis</i>	<i>Bathropyramis</i> <i>sanjoaquinensis</i>
	нижний	<i>Shachmaticeramus kusiroensis</i>		
?	нижний	<i>Shachmaticeramus shikotanensis</i>	<i>Pachydiscus</i> ( <i>Neodesmoceras</i> ) <i>japonicus</i>	<i>Clathrocyclas diceros-</i> <i>Amphipyndax tylotus</i>
	?	?		
кампанский	верхний	<i>Inoceramus aff. balticus</i>	<i>Tetragonites</i> <i>popetensis</i>	<i>Amphipyndax enesseffi</i>
	нижний	<i>Schmidticeramus schmidti</i>	<i>Canadoceras</i> spp.	
саптонский	верх.	<i>Pennatoceramus orientalis</i>	<i>Canadoceras kossmati</i>	<i>Pseudoaulophacus</i> <i>florensis</i>
	ниж.	<i>Inoceramus nagaoi</i>	<i>Anapachydiscus</i> ( <i>Neopachydiscus</i> ) <i>naumanni</i>	
коньякский	верх.	<i>Inoceramus yokoyamai</i>	<i>Menuites menu</i>	<i>Eupachydiscus</i> <i>haradai</i>
	ниж.		<i>Texanites</i> sp.	
туронский	верхн.	<i>Inoceramus mihoensis</i>	<i>Kossmaticeras</i> ( <i>Natalites</i> ) <i>penjiensis</i>	<i>Archaeospongoprimum</i> <i>bipartitum</i> - <i>Alievium superbum</i>
	ниж.	<i>Inoceramus uwajimensis</i>	<i>Scaphites</i> spp.	
сеноманский	верхний	<i>Inoceramus multiformis</i>	<i>Jimboiceras</i> <i>planulatiforme</i>	<i>Pseudodictyomitra</i> <i>pseudomacrocephala</i> - <i>Holocryptocanium</i> <i>barbui</i>
	сред.	<i>Inoceramus hobetsensis</i>	<i>Scalarites scalaris</i>	
	нижний	<i>Mytiloides aff. labiatus</i>	<i>Scaphites planus</i> <i>Zelandites</i> <i>mihoensis</i>	
альбский	верхний	<i>Inoceramus aff. tenuis</i> , <i>I. pictus minus</i>	<i>Marshallites</i> <i>yovanus</i>	<i>Marshallites</i> <i>costatus</i> <i>Desmoceras (Pseudanulitella)</i> <i>japonicum</i>
	сред.	<i>Inoceramus pressulus</i> - <i>I. gradilis</i>	<i>Marshallites</i> <i>olcostephanoides</i>	
	нижн.	<i>Inoceramus (Birostrina)</i> <i>tychljawajamensis</i> - <i>I. (B.) tamurai</i>	<i>Marshallites</i> <i>compressus</i> <i>Acanthoceras</i> sp.	
	нижн.	<i>Inoceramus aff. crippei</i>	<i>Mantelliceras</i> sp. <i>Parajaubertella</i> <i>kawakitana</i>	
альбский	верхний	<i>Inoceramus anglicus</i> , <i>Birostrina subsulcata</i>	<i>Cleoniceras</i> sp.	<i>Marshallites</i> <i>cumshewanensis</i>
	нижний		<i>Archihoplites</i> <i>talkeetnanus</i>	

Рис. 2. Схема биостратиграфического расчленения средне-верхне-меловых отложений Северо-Востока России.

## AMMONOID BIOSTRATIGRAPHY OF THE UPPER CRETACEOUS DEPOSITS OF THE RUSSIAN FAR EAST

Elena A. Jagt-Yazykova

The paper contains a revision of all presently known occurrences of the Middle and Late Cretaceous ammonites in the Russian Far East, and refined previously proposed biostratigraphic scheme of the Middle-Upper Cretaceous of the Russian Far East. This biostratigraphy is compared with that based on inoceramid bivalve- and radiolarian-based correlations of adjacent regions. The prospects for the global correlations are discussed.

## СЛЕДЫ УКУСОВ НА РАКОВИНАХ QUENSTEDTOCERAS (AMMONOIDEA)

В.Б. Сельцер

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского  
seltservb@mail.ru

Находки раковин аммонитов со следами нападения крупных хищников известны из юрских и меловых отложений, но встречаются исключительно редко. Уникальность таких остатков представляет несомненный интерес в отношении палеоэкологических реконструкций. Объектом исследований являются симметрично расположенные на противоположных сторонах раковин проколы или следы вдавливания, которые интерпретируются как следы, оставленные зубами. Их размер и форма позволяют предположить вероятную таксономическую принадлежность хищника. Большинство исследователей сходятся во мнении, что основными охотниками на аммонитов были морские рептилии (Kauffman, Kesling, 1960; Tsujita, Westerman, 2001) и акулы (Mapes, Hanson, 1983).

До сих пор находки юрских аммонитов со следами укусов с территории Нижнего Поволжья известны не были. Ранее при обработке коллекции, собранной при изучении келловейских отложений в окрестностях Саратова (разрез Дубки), были установлены экземпляры, имеющие прижизненные аномалии в конфигурации раковины (Сельцер, 2009). Кроме того, в сборах имеются несколько фрагментов, с повреждениями, которые могут быть интерпретированы, как возможные последствия укусов хищников.

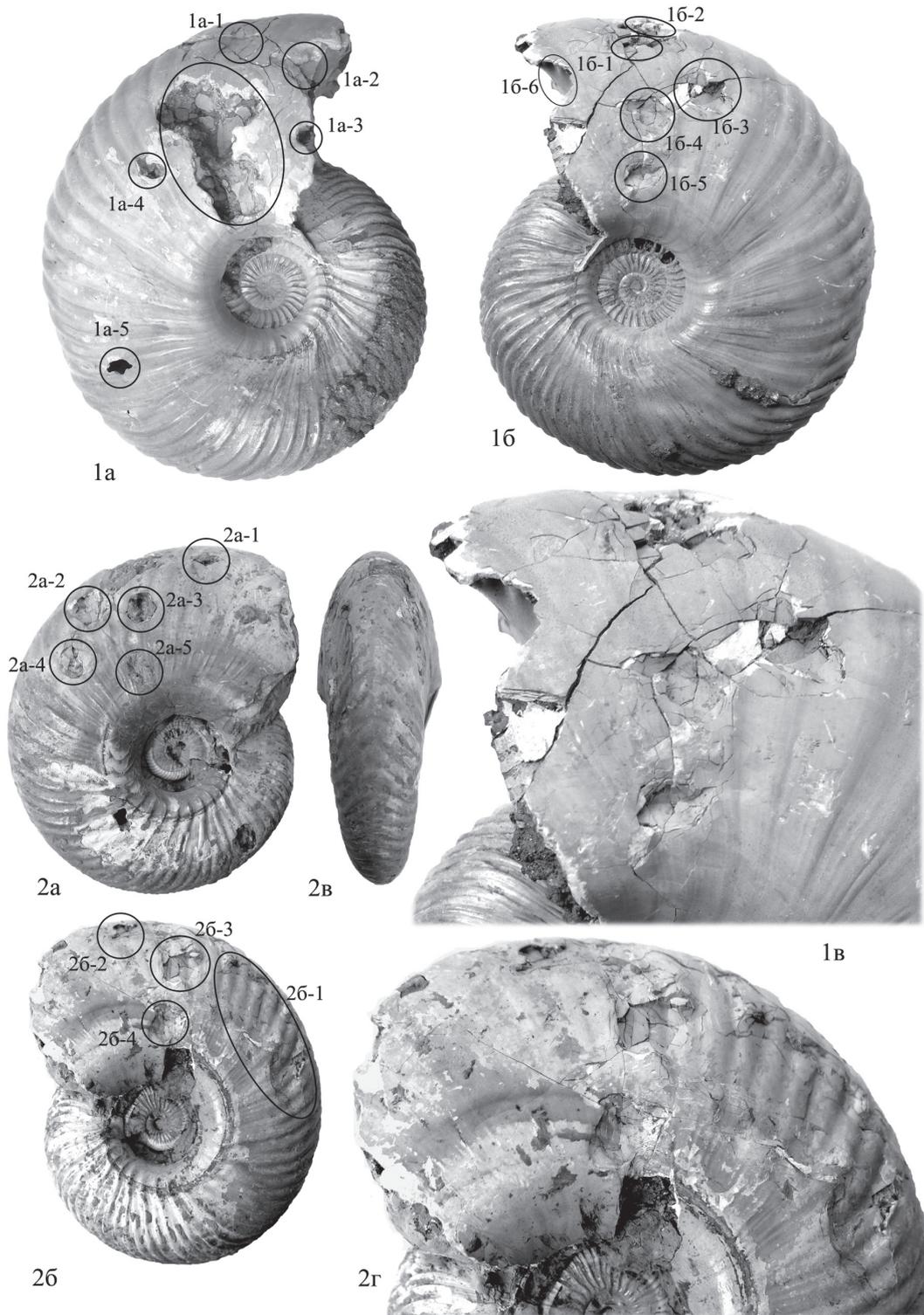
Упомянутые повреждения представляют собой округлые вмятины и/или отверстия диаметром 3–6 мм с ломаными или ровными краями. Они находятся на обеих поверхностях раковин, противоположно друг напротив друга, либо с некоторым смещением (амплитудой 2–4 мм). У некоторых отверстий вмятка периферийная часть, придавая повреждению воронкообразный облик. В центре вмятин просматриваются фрагменты разрушенной наружной стенки. Примером могут служить два экземпляра *Quenstedtoceras henrici* R. Douville изображения которых, приведены на фототаблице. На внешнем крае вентральной стороны (фиг. 1а) имеется неглубокая вмятина (1а-1) покрытая сетью трещин. На переднем крае фрагмента имеются два полукруглых углубления (1а-2, 1а-3) у которых мелкие фрагменты наружной стенки вмяты внутрь. На середине боковой поверхности разрушение охватывает большую площадь с округлыми краями. Здесь фрагменты наружной стенки разломаны и вдавлены, открывая вид на внутреннюю камеру фрагмента. Отверстия (1а-4, 1а-5) с острыми краями и без следов вмятин, видимо, не име-

ют с остальными общую природу. С противоположной стороны (фиг. 1б), на вентральном крае две вмятины (1б-1, 1б-2) расположены близко друг к другу, образуя общее поле хрупкого разрушения. Ниже, на боковой поверхности имеются три вмятины (1б-3, 1б-4, 1б-5) округлых очертаний диаметром 3,6–5 мм. Кроме того, на внешнем переднем крае очерчивается полукруглое разрушение (1а-6) наружной стенки, которое могло образоваться как от проникновения заостренного тела, так и при извлечении раковины из породы.

Экземпляр, изображенный на фиг. 2 а-г также имеет характерные повреждения в форме вмятин диаметром 3–5 мм. У вентрального края имеется небольшое отверстие (2а-1) с ломаными очертаниями краев. На внешней стороне боковой поверхности наблюдается широкая вмятина (2а-2) размером по периферии 5 мм с надломленными краями и расходящимися трещинами. На середине боковой поверхности имеются две вмятины (2а-3, 2а-4). Небольшая угловатая вмятина (2а-5) находится вблизи внешней части пупка. На противоположной стороне (фиг. 2б) просматривается вдавленная внутрь фрагмента и вытянутая вдоль оборота площадка размером 1,5×1,0 см. Вмятые части покрыты сетью тонких трещин. Вблизи площадки обособлены два углубления (фиг. 2б-2, фиг. 2б-3) диаметром 6,0 мм. Вдавленные части наружной стенки тоже разбиты трещинами. На внешней стороне пупкового перегиба расположена вмятина (фиг. 2б-4) с неровными краями и видимо сопряженное с ней разрушение пупковой стенки. Вид с вентральной стороны (фиг. 2в) показывает положение описанных выше участков испытавших разрушение, которое видимо, образовалось от сдавливания. Увеличенные изображения вмятин (фиг. 1в, 2г) демонстрируют характер разрушения краев и вдавленных внутрь фрагментов наружной стенки.

Как можно видеть положение вмятин на обеих сторонах имеет определенную закономерность и достаточно хорошо противопоставляются, свидетельствуя, что их образование могло быть связано со сдавливанием раковины острыми объектами — зубами хищника напавшего на моллюска.

По числу и расположению вмятин или отверстий можно судить о расположении зубов, сопоставив с известными данными строения челюстного аппарата конкретного хищного таксона. Однако эта реконструкция возможна, в частности, при наличии повреждений



Все экземпляры изображены в натуральную величину и происходят из местонахождения Дубки, Саратовская обл.; верхний келловей, зона *lamberti*. Сборы В.Б. Сельцера.  
 Фиг. 1 а-в; Фиг. 2 а-г *Quenstedtoceras henrici* R. Douville; 1 – экз. № SVB 39-A 74, 1а – сбоку, 1б – сбоку, противоположная сторона, 1в – вид на боковую поверхность (×2); 2 – экз. № SVB 39-A 75, 2а – сбоку, 2б – сбоку, противоположная сторона, 2в – с вентральной стороны, 2г – вид на боковую поверхность (×2).

отражающих расположение зубов на левой и правой стороне челюсти (Kauffman, Kesling, 1960; Tsujita, Westerman, 2001). По отношению к описываемым экземплярам дать такое заключение затруднительно, так как поврежденные участки сохранились только на фрагменте, а жилая камера, которая также несла следы воздействия, не сохранилась, видимо полностью разрушившись от укусов.

Представленные образцы весьма близки к описанию повреждений у аммонита *Kosmoceras (Gulimiceras) gulielmi* (J. Sowerby) (Ward, Hollingworth, 1990), где также невозможно было дать окончательное заключение о нападавшем хищнике. Была реконструирована возможная траектория атаки и сделан лишь общий вывод, что это могла быть морская рептилия. Среди возможных претендентов в средней юре могли выступать ихтиозавры, плезиозавры и акулы (Walker, Brett, 2002). Поскольку с территории Саратовского Поволжья известны только остатки келловейских ихтиозавров и акул (Архангельский, 1999; Попов и др., 2004), справедливым будет предположение, что они могли оставить описанные выше следы укусов.

Хорошая сохранность описываемого материала характеризует особенности местонахождения. В изученном разрезе (светло-серые верхнекелловейские глины — зона *lamberti*) заметно доминируют представители рода *Quenstedtoceras* Huatt. Раковины равномерно рассеяны в толще глин, в большинстве случаев ориентированы субгоризонтально и не несут следов посмертной транспортировки. Захоронения этого типа могли формироваться в обстановках с низкой динамикой придонных вод.

Автор выражает признательность М.С. Архангельскому (Саратовский ун-т) за высказанные критические замечания.

### Список литературы

Архангельский М.С. Об ихтиозавре из келловейского яруса Саратовского Поволжья // Палеонт. журн., 1999. № 1. С. 88–91.

Попов Е.В., Сельцер В.Б., Волков А.В. О находке зубов эласмобранхий (Chondrichtyes: Elasmobranchii) в нижнем келловее Саратова // Труды НИИГео Сарат. ун-та. — Саратов: Изд-во «Научная книга», 2004. Т. XVI. С. 133–154.

Сельцер В.Б. Аномальные фрагмоконы позднекелловейских кардиоцератид (Ammonoidea) // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия — М.: ПИН РАН, 2009. Вып. 3. С. 50–51.

Kauffman E.G., Kesling R.V. An Upper Cretaceous Ammonite bitten by a Mosasaur // Contributions from the Museum of Paleontology the University of Michigan. 1960. V.XV. No 9. P. 193–248.

Mapes R.H., Hanson M.C. Pennsylvanian shark-cephalopod predation: a case study. // *Lethaia* 1983. V. 17. P. 175–183.

Tsujita C.J., Westerman G.E.G. Were limpets or mosasaurs responsible for the perforations in the ammonite *Placentoceras*? // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 2001. V. 169. P. 245–270.

Walker S.E., Brett C.E. Post-Paleozoic patterns in marine Predation: was there a Mesozoic and Cenozoic marine predatory Revolution? // *Paleontological Society Papers*. 2002. V.8. P. 119–194.

Ward D.J., Hollingworth N.T.J. The first record of a bitten ammonite from the Middle Oxford Clay (Callovian, Middle Jurassic) of Bletchley, Buckinghamshire // *Mesozoic Res.* 1990. V. 2 (4). P. 153–161.

## BITE MARKS ON THE TESTS OF QUENSTEDTOCERAS (AMMONOIDEA)

V.B. Seltser

Specimens of *Quenstedtoceras henrici* R. Douville ammonites with bite marks left by a large predator have been described in the Upper Callovian from the Saratov Volga Region. The injuries are bilaterally oriented and look like dents and/or holes. Positions of the scars on the phragmocone surfaces do not allow precise identification of the predator taxonomic affiliation. Presumably, that was an ichthyosaur or a shark.

## СЛЕДЫ ПРИЖИЗНЕННЫХ ПОВРЕЖДЕНИЙ НА РАКОВИНАХ ВЕРХНЕЮРСКИХ (ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ) *KACHPURITES* (*CRASPEDITIDAE*, *AMMONOIDEA*)

А. А. Мироненко

Москва, paleometro@yandex.ru

В ходе изучения раковин аммонитов рода *Kachpurites* Spath, 1924, происходящих из зоны *fulgens* волжского яруса верхней юры, обнаружены следы залеченных и смертельных повреждений раковины, а также следы присутствия в раковинах паразитических организмов. Материалом послужили 230 целых раковин и жилых камер и около 200 фрагментов *Kachpurites*, собранных автором в 2011 г. в трех местонахождениях на территории Москвы (Кунцево, Мневники) и Московской области (карьер Раменского ГОК). Прижизненные повреждения раковин аммонитов разделены на три типа.

Первый тип — повреждения, полученные аммонитами в молодости и впоследствии успешно ими залеченные. Все эти повреждения были нанесены хищниками в области устья раковины аммонита. На вентральной и боковых сторонах таких раковин хорошо видны участки с неровными, изломанными краями. За поврежденными местами следуют небольшие участки аномального роста раковины с различными искривлениями и наплывами перламутра. Как правило, эти участки имеют небольшую площадь. Крупные шрамы, охватывающих половину оборота и более, часто встречающихся у келловейских и оксфордских аммонитов, на раковинах *Kachpurites* присутствуют крайне редко. Кем именно нанесены повреждения этого типа неясно, так как никаких явных следов зубов или иных отпечатков хищника на раковинах незаметно. С уверенностью можно утверждать только то, что размер этих хищников не превышал размеров раковин самих аммонитов, и они не были способны разрушить жилую камеру аммонита полностью.

Второй тип травм — повреждения, оказавшиеся смертельными для аммонита. Это отверстия в начальной части жилой камеры, иногда на самой границе фрагмокона и жилой камеры, но чаще — на небольшом расстоянии от фрагмокона. Подобные отверстия были недавно описаны как «вентральные следы укусов» («ventral bite marks») на материале из Великобритании (Andrew et al., 2010) и континентальной Западной Европы (Klompaker et al., 2009). Отверстия интерпретированы как следы укусов небольших хищников, размер которых был соизмерим с размером самого аммонита или несколько превышал его. Место укуса было выбрано хищником не случайно — там находились осно-

вания крупных мускулов-ретракторов аммонита и область соединения сифона с мягким телом. При длине жилой камеры у *Kachpurites* порядка 270 градусов, место укуса было расположено над головой аммонита, то есть противник атаковал добычу спереди и сверху, но, скорее всего, в случае опасности аммонит прятался в раковину и не оказывал сопротивления. Хотя никаких четких отпечатков зубов или челюстей хищника на отверстиях не видно, можно предположить, что на аммонитов нападали мелкие рыбы, или, вероятнее, другие головоногие — белемниты, кальмары или даже аммониты. Кломпмэйкер и его соавторы отмечают, что отверстия на раковинах ассиметричны — с одной стороны они больше, чем с другой. На раковинах *Kachpurites* ассиметрия более заметна, чем на иллюстрациях, приведенных в упомянутых публикациях. Из 13 экземпляров *Kachpurites* с такими травмами у восьми отверстия заметно смещены на одну из сторон раковины. Это свидетельствует об ассиметрии челюстей хищника и, возможно, о том, что одна из челюстей использовалась скорее для удержания добычи, как наковальня, а вторая — для дробления раковины. Предыдущие исследователи предполагают, что такие следы на раковинах аммонитов оставляли в основном кальмары. Однако резкая ассиметрия формы отверстия позволяет предположить, что их могли оставить и аммониты, удерживавшие добычу на нижней челюсти — широких аптихах, и пробивавшие раковину жертвы верхней клювообразной челюстью.

По данным английских исследователей в нижнеюрских отложениях Дорсета (Великобритания), до 20% раковин аммонитов несут следы вентральных укусов. На раковинах *Kachpurites* такие укусы встречаются значительно реже — они найдены только на 13 из более чем 200 раковин. Но вместе с целыми раковинами часто встречаются отдельные жилые камеры и их обломки, которые вполне могут быть результатом аналогичных атак хищников, закончившихся разрушением раковины. Однако, утверждать это с уверенностью нельзя, поэтому такие фрагментарные находки к раковинам с прижизненными повреждениями отнесены не были.

Третий тип повреждений — округлые вмятины на ядрах аммонитов. Диаметр этих следов чуть меньше миллиметра, они обнаружены на 9 образцах. У шести образцов количество вмятин составляет от 5–6 до двух

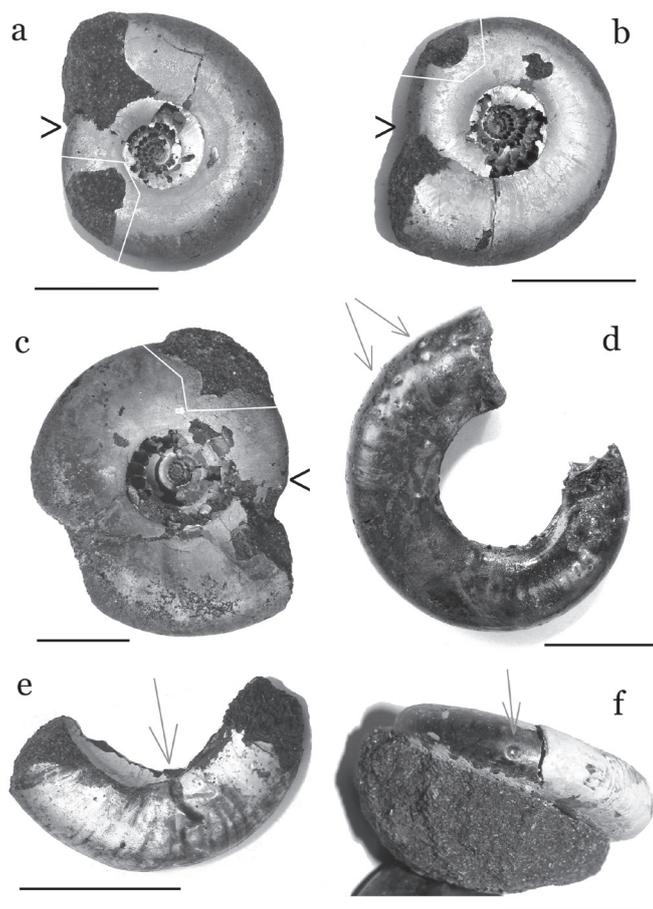


Таблица I.

Раковины *Kachpurites* с прижизненными повреждениями и следами присутствия паразитов (масштабная линейка 1 см; «>» отмечает начало жилой камеры): a, b – *K. fulgens* (Trautschold) со следом вентрального укуса у основания жилой камеры, экз. № МНС-EF 152; c – *K. subfulgens* (Nikitin) со следом вентрального укуса, экз. № МНС-MF 38; d – *K. fulgens* с вмятинами – следами присутствия паразитов на ядре жилой камеры, экз. № МНС-MF 87; e – *K. fulgens* со следом заживленного укуса на жилой камере, экз. № МНС-EF 181; f – *K. fulgens* с единственной крупной вмятиной (след присутствия паразита) на жилой камере, экз. № МНС-EF 134.

десятков, однако точный подсчет невозможен из-за плохой сохранности и близкого расположения некоторых вмятин. На одном образце присутствует лишь одна, но довольно крупная (1 мм в диаметре) вмятина на вентральной стороне. Вмятины видны на ядре и тонком внутреннем слое перламутра раковины. К сожалению, у всех этих образцов внешний слой раковины не сохранился. Подобные вмятины на ядрах девонских гониатитов описал М. Хаус (House, 1960). Он первым интерпретировал такие следы, как отпечатки перламутровых наплывов – «жемчужин» на внутрен-

них стенках жилой камеры. Позже Х. Койпп (Keupp, 1986) описал сходные вмятины на ядрах нижнеюрских *Dactylioceras*. Р. Мэйпс и Р. Дэвис (Davis, Mapes, 1999) высказали предположение, что большая часть таких наплывов была сформирована вокруг тел паразитов, присасывающихся к внешней стороне мантии – между мантией и раковиной. Это предположение было подтверждено подробным исследованием (De Baets et al., 2011), авторы которого изучили вмятины на ядрах девонских аммоноидей и выпуклости на внутренней стороне их раковин. В результате подтвердились предположения о том, что наплывы на внутреннем слое раковины формировались моллюском для защиты от паразитов, по-видимому, паразитических червей. Аммонит замуровывал паразита в перламутр, формируя вокруг него на стенке жилой камеры перламутровую полусферу. На внутренних слепках раковин отпечатки этих полусфер сохраняются в виде ямок-вмятин. Паразитическая гипотеза формирования вмятин на ядрах *Kachpurites* подтверждается также находкой латеральных отпечатков мускулов у одного из аммонитов с вмятинами. Эти отпечатки почти в два раза меньше и короче, чем у других *Kachpurites* такого же размера. Вероятно, это было вызвано угнетением роста аммонита вследствие его заражения паразитами.

В отличие от палеозойских аммоноидей, на ядрах волжских аммонитов подобные вмятины встречаются очень редко, девять экземпляров с такими вмятинами составляют лишь 4% от общего числа (230) изученных образцов. По всей видимости, у *Kachpurites* процент заражения паразитами, вызывавшими образование «жемчужин», был невелик.

## Список литературы

- Andrew C., Howe P., Paul C., Donovan S. Fatally bitten ammonites from the lower Lias Group (Lower Jurassic) of Lyme Regis, Dorset // *Proceed. Yorkshire Geol. Soc.* 2010. № 58. P. 81–94.
- Davis, R.A., Mapes, R.H. Pits in internal molds of cephalopods // *Bericht. Geol. Bundesanst.* 2010. № 46. 31 S.
- De Baets K., Klug C., Korn D. Devonian pearls and ammonoid-endoparasite co-evolution // *Acta Palaeontol. Pol.* 2011. 56 (1). P. 159–180.
- House M.R. Abnormal growths in some Devonian goniatites // *Palaeontology.* 1960. № 3. P. 129–136.
- Keupp H. Perlen (Schalenkonkretionen) bei Dactylioceras aus dem fränkischen Lias // *Natur und Mensch.* 1986. S. 97–102.
- Klompaker A. A., Waljaard N. A., Fraaije R. H. B. Ventral bite marks in Mesozoic ammonoids // *Palaeogeogr., Palaeoecol., Palaeoclimatol.* 2009. № 280. P. 245–257.

**TRACES OF LIFETIME DAMAGE ON THE SHELLS OF UPPER JURASSIC  
(UPPER VOLGIAN) KACHPURITES (CRASPEDITIDAE, AMMONOIDEA)**

**A.A. Mironenko**

More than 400 *Kachpurites* specimens from three localities in the Moscow region were investigated. Traces of lifetime damage and evidence of parasites in ammonite shells were discovered. These objects were divided into three types: traces of healed sublethal injures, lethal injures (ventral bite marks) on the shells and parasitical pits on the internal molds of living chambers. The first two types are traces of predators attacks. These predators are still unknown, but it is highly probable that they were small, comparable in size with ammonites. Parasitical pits are imprints of half-pearls – rounded tubercles on the inner wall of living chambers, which were formed by ammonites around bodies of small parasites.

## МОРФОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ ЦЕФАЛОПОД И ГАСТРОПОД. СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ

М.Г. Сладковская<sup>1</sup>, И.С. Барсков<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Уже ранние исследователи, начиная с Оскара Бёггильда (Boggild, 1930), — пионера микроструктурного изучения скелетных частей беспозвоночных, отмечали особенности в распространении микроструктурных типов раковины у представителей разных классов моллюсков. У бивальвий, гастропод, цефалопод и моноплакофор общим является присутствие в раковине перламутрового слоя, в других классах моллюсков этот микроструктурный тип не встречается. Изучение показало, что перламутр бивальвий кардинально отличается от перламутра гастропод, цефалопод и моноплакофор тем, что элементарные (в кристаллографическом смысле) таблитчатые кристаллиты образуют текстуру в виде кирпичной кладки, то есть чередуются в смежных слоях. У цефалопод, гастропод и моноплакофор таблитчатые кристаллиты в смежных слоях располагаются точно друг над другом, образуя столбики или «колонны». Показано, что эти различия имеют генетическую основу (Jackson et al., 2010). У моноплакофор раковина первично двухслойная с наружным простым призматическим слоем и перламутровым внутренним, на который наслаивается в местах прикрепления мантии и мускулов третий призматический слой — миоэпидермальный. Таким образом, взрослая раковина становится трехслойной. Присутствие перламутрового слоя свойственно наиболее древним и примитивным группам гастропод (в основном археогастроподам). У более продвинутых представителей перламутровый слой в составе раковины заменяется другими микроструктурными типами, часть из которых может быть модификацией перламутрового слоя, часть — новоприобретением, и в строении раковины участвуют практически все известные к настоящему времени микроструктурные типы. Присутствие того или другого микроструктурного типа и различные их сочетания могут характеризовать таксоны различного ранга от родового до ранга подкласса. Наружнораковинные цефалоподы, несмотря на длительную эволюцию и большое таксономическое и морфологическое разнообразие в прошлом, всегда имели, в отличие от гастропод, толстый перламутровый слой в качестве основного конструктивного слоя раковины и тонкие призматические наружный и внутренний слои. Таким образом, если для гастропод характерна существенная вариабельность в микроструктурном строе-

нии раковины, то у цефалопод констатируется удивительное постоянство в микроструктурном устройстве раковины. Возможные причины этих различий рассмотрим ниже.

Проиллюстрируем степень изменчивости микроструктуры раковины на примере гастропод семейства Trochidae Rafinesqui, 1815. Стенка раковины трохид сложена тремя слоями: наружным — составной призматической структуры (Рис. 1, 2, 5), средним — перламутровым, столбчатой структуры (Рис. 3) и внутренним — простой призматической структуры (Рис. 4, 6). Как можно видеть, наибольшая вариабельность наблюдается в строении наружного составного призматического слоя. От относительно хорошо оформленных призм у современной *Gibbula albida* (Gmelin) (Рис. 1, 2) до такого строения, когда индивидуальные призмы не могут быть выделены, и весь слой состоит из мелких кристаллитов, составлявших призмы, не организованных в структуру более высокого уровня, как, например, у миоценовых *Gibbula podolica* (Dub.) (Рис. 3, 4) и *Gibbula picta* (Eichwald) (Рис. 5).

Такая вариабельность строения у гастропод даже на низком таксономическом уровне и миллион-летняя стабильность строения раковины цефалопод должны иметь какое-то объяснение. Возможно, некоторый свет на это могут пролить современные данные о составе органического вещества, которое содержится в раковине. Несмотря на то, что его содержание в раковинах не превышает 5%, как оказалось, в нем идентифицированы десятки типов разнообразных белковых молекул — пептидов и протеинов. (*AP7, AP24, Chitin-binding Protein, Ependimin-relat. Prot.1-2, FibroinmGAN-rich prot, GD-rich prot., Runitz-domain cjntain. Prot., Lustrin F, Perlbikinun, Perlihibin, Perlucin, Perlustrin, Perlwapin, Q-rich prot., Several EST-translated products*). Перечень в скобках — названия белковых молекул, обнаруженных в перламутровом слое гастроподы *Haliotis* и зарегистрированных в Международном реестре протеинов. Эти молекулы ответственны за образование минеральной фазы раковин на разных этапах ее формирования от инициации кристаллообразования, контроля за формой кристаллов и до ингибирования кристаллизации. Присутствие такого количества белков в перламутровом (исходном, первичном, унаследованном от моно-

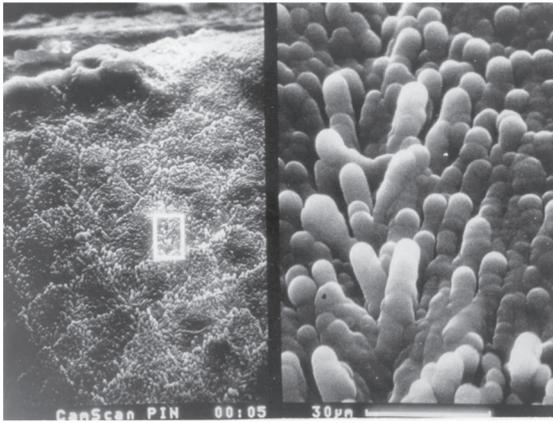


Рис.1

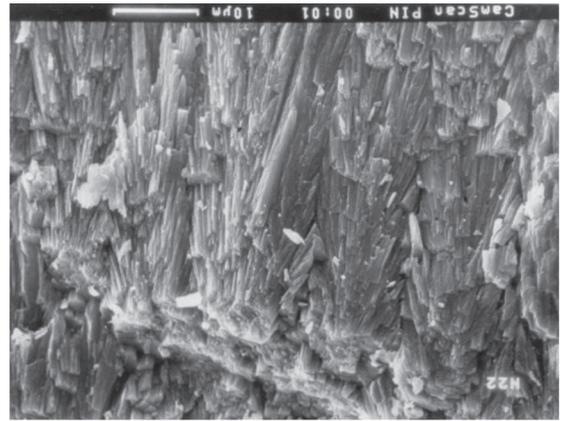


Рис.2

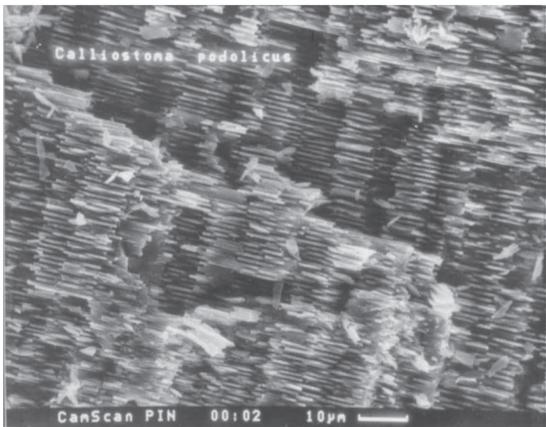


Рис.3

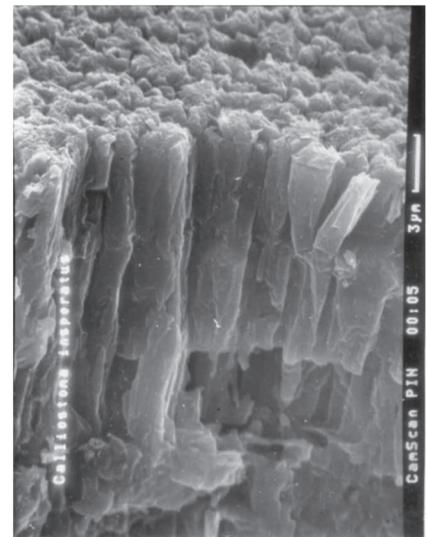


Рис.4



Рис.5

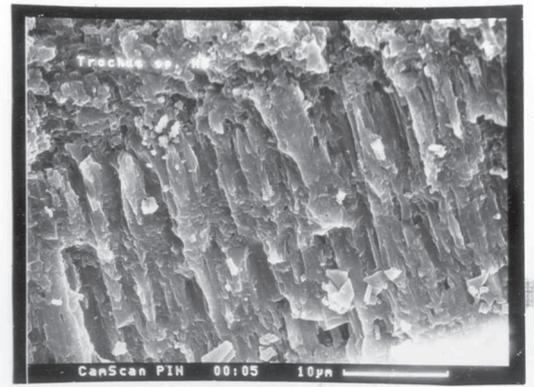


Рис.6

Рис.1–6. Микроструктура стенок раковин гастропод семейства Trochidae Rafinesqui:

1–2 – *Gibbula albida* (Gmelin), Черное море, соврем.; 1 – экз. 4862-23с, наружный слой стенки раковины, составная призматическая структура, шлифованный образец, левая часть рисунка  $\times 890$ ; правая часть рисунка  $\times 8900$ ; 2 – экз. 4862-22с, тот же слой стенки раковины, произвольный скол,  $\times 3300$ ; 3 – 4 – *G. rodolicea* (Dub.), Вольно-Подолія, с. Дерман, миоцен, средний сармат, новомосковские слои; 3 – экз. 4862-2с, средний слой стенки раковины, столбчатый перламутр, произвольный скол,  $\times 1010$ ; 4 – экз. 4862-3с, внутренний слой стенки раковины, простая призматическая структура, произвольный скол,  $\times 4300$ ; 5 – *G. picta* (Eichwald), экз. 4862-7с, наружный слой стенки раковины, составная призматическая структура, произвольный скол,  $\times 3060$ ; Южн. Украина, Днепропетровская обл., Богдановский карьер, миоцен, средний сармат, новомосковские слои; 6 – *G. picta*, экз. 4862 – 8с, внутренний слой стенки раковины, простая призматическая структура, произвольный скол,  $\times 2600$ ; Вольно-Подолія, с. Верхов, миоцен, нижний сармат, збручские слои.

плакофор) слое у гастропод позволяет предполагать, что они являются потенциальной причиной того большого разнообразия микроструктурных типов, которое характерно для гастропод.

(*Several short peptides, Nautilin-63*). В скобках — перечень белковых молекул, идентифицированных в перламутровом слое современного *Nautilus*. Не с этим ли ограниченным набором функциональных белков в раковине (и соответственно в экстрапаллиальной жидкости, которая является источником материала для построения раковины) связана эволюционная стабильность микроструктурного строения наружнораковинных цефалопод? Приведенные данные о составе раковинных протеинов взяты из работы французских исследователей Ф. Марин, Н. Ле Рой и Б. Мари (Marin Le Roy, Marie, 2012).

Несомненно также, что вариабельность или стабильность микроструктурного строения имеют определенное адаптивное обоснование, что должно быть связано, в первую очередь, с различными прочностными характеристиками слоев разного микроструктурного типа. Как показали многочисленные эксперименты последних лет, перламутровый слой, который нынешние биотехнологи называют керамическим органо-минеральным композитом, обладает уникальными прочностными свойствами и на растяжение, и на сжатие, которые в десятки раз и даже на два порядка, превы-

шают таковые раковинных слоев других микроструктурных типов. Раковина цефалопод (пелагических животных, обитавших в широком диапазоне глубин), представляющая собой газопо-жидкостный поплавок, должна обладать высокими прочностными свойствами. Этим и может объясняться сохранение в ее составе перламутрового слоя как самого прочного конструкционного материала. Для бентосных гастропод таких жестких требований к прочности раковины среда обитания не предъявляла и не ограничивала возможностей в микроструктурных вариациях строения раковины.

Работа выполнена в рамках программы гранта РФФИ № 11-05-00408 и Программы Президиума РАН № 28.

### Список литературы

*Boggild O.B.* The shell structure of the molluscs// K. Dansk. Vidensk. Skr. Copenhagen. V. 2. P. 232—325.

*Jackson D. J., McDougall C., Woodcroft B, Moase P., Rose R. A., Kube M., Reinhardt R, Rokhsar D. S., Montagnani C., Joubert C., Piquemal D., Degnan B. M.* Parallel Evolution of Nacre Building Gene Sets in Molluscs// Molecular Biology and Evolution. 2010. V. 27. Issue 3. P. 591—608.

*Marin F., Le Roy N., Marie B.* The formation and mineralization of mollusk shell// Frontiers in Bioscience. 2012. S4. P. 1099—1125.

## CEPHALOPODA AND GASTROPODA SHELL ULTRASTRUCTURE: SIMILARITY AND DIFFERENCE

M.G. Sladkovskaya, I.S. Barskov

The article deals with the shell ultrastructure of three main mollusk classes. Diversity of gastropod and bivalve shell ultrastructure and stability of cephalopod one probably are caused by the difference of their habitats.

## КОМПЬЮТЕРНАЯ ПРОГРАММА «РАУПОЛОГИЯ» НА БАЗЕ КОНХОМЕТРИЧЕСКОГО МЕТОДА Д. РАУПА

М.С. Бойко<sup>1</sup>, Э.В. Мычко<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Палеонтологический институт РАН им. А.А. Борисяка  
boiko@paleo.ru

<sup>2</sup>МГУ им. М.В. Ломоносова  
eduard.mychko@gmail.com

Геометрические и математические свойства спирали и их проявления в живой и неживой природе издавна привлекали внимание ученых. Крупнейшие математики прошлого, такие как Архимед, Фибоначчи, Ферма, Бернулли изучали спирали. Позднее к ним присоединились биологи, отметившие особую специфику и эстетику спиральных структур в живой природе. В целом список спиральных структур значительно шире типичных объектов конхиологии – раковин головоногих и брюхоногих моллюсков. К подобным биологическим объектам можно отнести раковины двустворчатых моллюсков, брахиопод, многих протистов (радиолярий, секретированных и агглютинированных фораминифер), скелеты некоторых ранних иглокожих, а также отдельные органы или их системы у различных растений (некоторые фруктификации, кора, закладка побегов и пр.) и позвоночных животных (кишечные клапаны акул, зубные системы и др.). Даже т.н. «симметрию скользящего отражения», присущую вендоэдиакарской биоте можно рассматривать как плоский срез турбоспирали.

Исследования спиральных раковин ископаемых головоногих моллюсков проводятся давно, первые работы такого рода начали появляться более 150 лет назад (Mosely, 1838; Neumann, 1846). Тогда были разработаны основные подходы конхометрии, которые успешно развивались последующими поколениями исследователей: механика/сопромат (Chamberlain, 1981; Illert, 1983 и др.); математические принципы формирования спирали и онтогенез раковинообразующей кривой (Ackerly, 1989; Кутыгин, 2009 и др.); гидродинамика и реактивное движение (Reyment, 1973; Chamberlain, 1976 и др.); моделирование раковины и экологическая интерпретация ее формы (Trueman, 1941; Raup, 1966; Барсков 1976, 1989 и др.).

Среди этого обширного списка методов мы выделили подход Д.М. Раупа, впервые, видимо, представленный научному сообществу в 1965 г. (Raup, Michelson, 1965). Это объясняется относительной простотой математического аппарата, наглядностью результатов, и широким применением специалистами, что важно для разного рода сравнений. Основное содержание метода Раупа заключается в том, что в общем случае, закрученные раковины завиваются по логарифмиче-

ской спирали. Необходимые параметры (a,b,c,d,e) могут быть измерены непосредственно на раковине или на её фотографическом изображении. Три отношения указанных параметров (W, D, S) адекватно описывают форму спирали и раковины.

1. Скорость расширения/прироста высоты оборотов  $W=de^2$ .
2. Форма образующей кривой  $D=cd$ .
3. Форма поперечного сечения оборота  $S=ba$ .

Далее Рауп статистически исследовал полученные результаты методом построения плотности морфологических позиций. На диаграмме W/D строятся изолинии равной плотности точек (морфологических позиций), что отражает общее морфополе исследуемого комплекса морфотипов, а также частоту их реализации. Наглядность такого графика позволяет оценить как все морфологическое разнообразие комплекса (конкретная координата – есть определенный морфотип), так и количество морфотипов (и их таксономическую принадлежность) в каждой подобласти.

Данные и выводы Раупа основанные на изменении 405 родов аммоноидей, могут быть сведены к следующему:

1. Раковины аммонитов по скорости расширения оборотов и степени их объемности занимают довольно обширную область, но почти не выходят за линию, отмечающую формы с не соприкасающимися оборотами ( $W=1/D$ ).
2. Общее распределение одномодальное: наибольшее число родов группируется вокруг одной модальной области ( $W \sim 2, D = 0,3-0,4$ ).
3. Отдельные таксоны (это было показано для палеозойских гониатитов и мезозойских литоцератин) занимают мало соприкасающиеся морфологические области. Такое положение связано, вероятно, с различиями в образе жизни и местобитании.

К настоящему времени на основе описанного метода проведены многочисленные исследования, посвященные выявлению разнообразия геометрии раковин цефалопод, ее историческим изменениям, функциональному и адаптивному значению (Барсков, 1976, 1989; Бойко, 2006; Chamberlain, 1976, 1981; Nikolaeva, Barskov, 1994; Saunders, Shapiro, 1986; Saunders, Work,

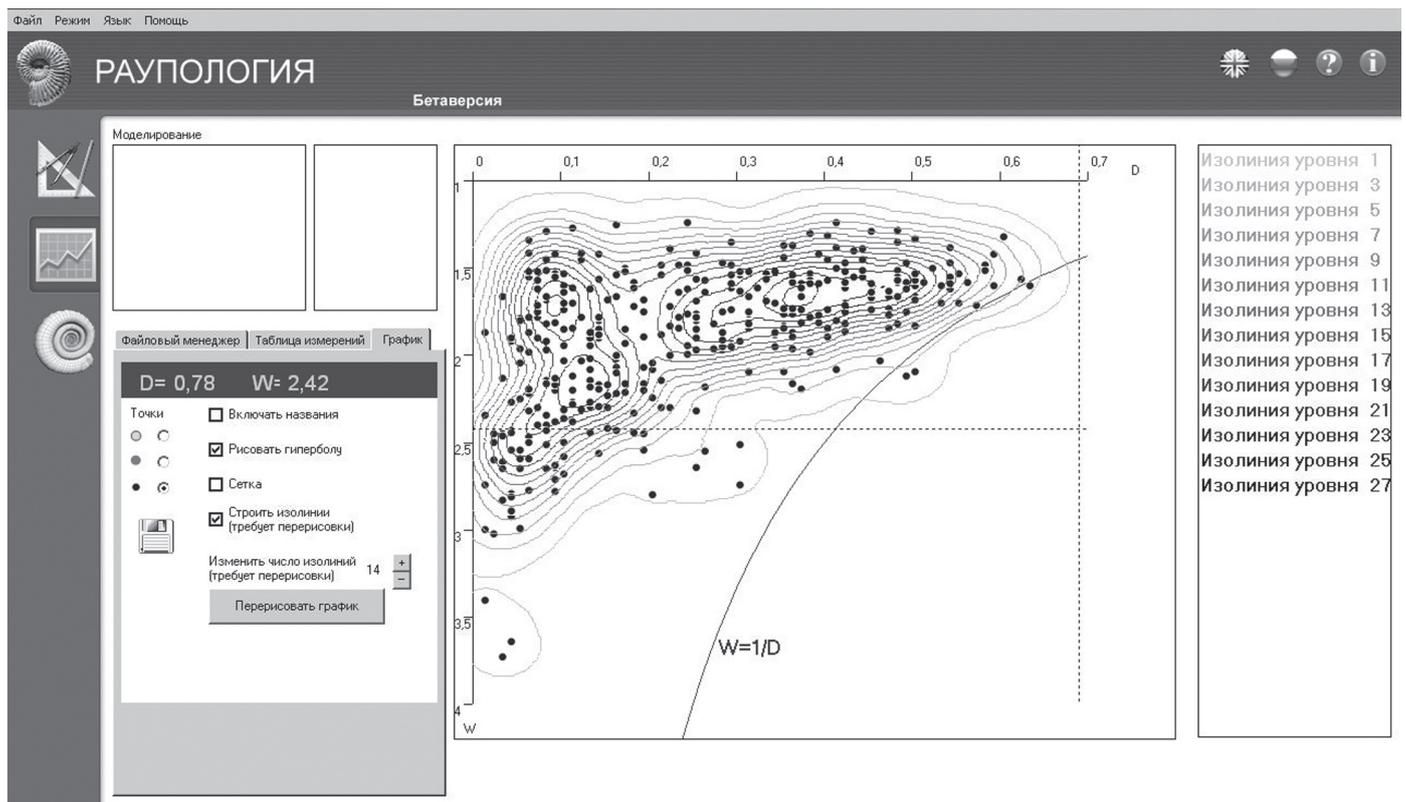


Рис. 1 Рауповская диаграмма по результатам обработки параметров 780 видов палеозойских аммоноидей Урала.

1996; Swan, Saunders, 1987; Saunders et al., 2004 и др.). Данные по 648 родам палеозойских аммоноидей (Varkov et al., 2008), дают исчерпывающую на настоящее время по полноте картину распределения морфологии планоспиральных раковин палеозойских аммоноидей. В ходе работы над последней монографией появилась идея компьютеризировать процесс сбора первичной информации, ее обработку и вывод результатов в виде, готовом для анализа. Значимость данной программы определяется возможностью быстро обрабатывать большие объемы данных, в том числе из цифровых публикаций.

В названии нашей программы мы постарались отразить вклад Д. Раупа в изучении ископаемых головоногих. Следует отметить, что научные заслуги Раупа, не ограничиваются описанными выше исследованиями. Достаточно вспомнить прекрасный учебник по теоретической палеонтологии (Рауп, Стэнли, 1974), или то, что Д. Сепкоски начал свои знаменитые исследования (Sepkoski, 1978 и позд.) с подачи Раупа, в свою бытность аспирантом последнего.

Компьютерные программы такого рода уже создавались исследователями аммоноидей, однако имеют определенные недостатки: написаны давно, на неактуальных сегодня языках программирования, несовместимых с современными операционными системами и/или рассчитаны на решение одной частной задачи,

конкретного исследователя, и не включают весь комплекс необходимых процедур. Показательной в этом отношении является недавняя электронная публикация Modeling Seashell Morphology (Ashline et al., 2009). В этой работе подробно разобраны основные понятия, математический аппарат и приемы программирования, ориентированные в основном на создание 3D-моделей различных типов раковин и их скульптурных элементов. Там же приведен обширный список ссылок на on-line ресурсы, посвященные этому вопросу. Создавая нашу программу, мы стремились сделать ее максимально прикладной в смысле «рауповских» исследований, и доступной для всех заинтересованных специалистов. «Раупология» в тестовом режиме будет доступна на сервере ПИН РАН по адресу [http://www.paleo.ru/download/geom\\_evolution.zip](http://www.paleo.ru/download/geom_evolution.zip).

Языком программы был выбран Visual Basic 6.0, предоставляющий возможность использовать обширный набор стандартных библиотек Microsoft. В силу этого программа может работать исключительно на платформах операционных систем семейства Microsoft Windows, в частности поздних версий, начиная от Windows XP.

Структура программы состоит из трех основных модулей. Первый представляет аппарат для анализа параметров раковин аммоноидей по загруженным фотографиям. Пользователем на фотографии определенным

образом выставляются контрольные точки (рис. 3), являющиеся ключевыми для вычисления параметров раковины. Далее отношения этих параметров автоматически рассчитываются по формулам ( $W=de^2$ ,  $D=cd$ ,  $S=ba$ ) и вносятся в таблицу измерений. Второй модуль представляет собой графический интерфейс схематического моделирования раковины в двух положениях – сбоку и со стороны устья. Моделирование происходит автоматически после расчета параметров  $W$  и  $D$  и  $S$ . Третий модуль состоит из графического окна декартовой плоскости, на котором отображаются точки отношения  $W$  к  $D$ . Для исследования такого набора точек (особенно если работа ведется на больших выборках) помимо прямого анализа распределения таксонов по морфотипам, используется уже упомянутый анализ распределения точек/морфологических позиций, методом изолиний равной плотности. Изолиния уровня  $S$  – это геометрическое место точек всех точек карты, плотность в которых равна  $S$ , может быть представлена как замкнутой, так и незамкнутой кривой. Области на карте с наибольшими плотностями всегда окружены концентрическими замкнутыми изолиниями. На выходе, таким образом, мы имеем аналог гипсометрической карты, роль высот в которой выполняет число раковин, относящихся к тому или иному морфотипу. «Возвышенности» на такой карте отмечают, что значительная часть амmonoидей исследуемого комплекса стремилась реализовать именно этот морфотип, «низменности», напротив, означают, что подобный морфотип был мало реализован в данном сообществе. Снаружи от внешней изолинии полученного морфологического поля находятся морфотипы, реализованные лишь однажды, или нереализованные в данном комплексе вообще (хотя и теоретически возможные).

Поскольку полученное морфологическое поле наложено на график соотношения  $W$  и  $D$ , не представляет сложности визуально отобразить ключевые морфотипы исследованной ассоциации и провести экологический анализ их распределения (рис. 4).

В настоящее время определены следующие направления развития программы:

- реализация графического отображения параметра  $S$ , который сейчас только рассчитывается (по некоторым причинам, его отображение вызвало трудности);
- 3D-визуализация формы раковины конкретного типа;
- возможность работы непосредственно с файлами формата pdf и djvu – самыми распространенными для цифровых публикаций (определенные наработки уже имеются);
- создание англоязычной версии программы.

Работа поддержана федеральной целевой программой «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. по лоту «Проведение научных исследований коллективами научно-

образовательных центров в области общей биологии и генетики» (тема: «Становление скелетных организмов и экологической структуры морских сообществ»).

#### Благодарности

Авторы желают отметить вклад профессора И.С. Барскова как идейного вдохновителя данной работы. Также мы признательны проф. Т.Б. Леоновой и проф. А.С. Алексееву за ценные замечания и дополнения. Аспирант ВЦ РАН О. В. Костюченко оказал помощь на отдельных этапах программирования.

Статья подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

#### Список литературы

- Барсков И. С.* Геометрия свернутых раковин цефалопод и ее биологическое значение // Основные направления применения математических методов в палеонтологии. Кишинев, 1976. С. 16–19.
- Барсков И. С.* Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. Изд-во Московского ун-та, 1989. 160 с.
- Бойко М. С.* Морфометрические методы в изучении амmonoидей // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия. Материалы всероссийского совещания. М.: ПИН РАН, 2006. С. 85–88.
- Кутыгин П.В.* Методы изучения формы медиальной спирали амmonoидей // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия. Материалы всероссийского совещания. М.: ПИН РАН, 2009. С. 127–130.
- Паун Д., Стэнли С.* Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 438 с.
- Ackerly S. C.* Kinematics of accretionary shell growth, with examples from brachiopods and mollusks // Paleobiology, 1989. V. 15 P. 147–164.
- Barskov I.S., Boiko M.S., Konvalova V.A., and all.* Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic // Paleontol. Journ. 2008. V. 42. № 11. P. 1167–1284.
- Chamberlain J. A. Jr.* Flow patterns and drag coefficients of cephalopod shells // Palaeontology. 1976. V. 19. P. 593–563.
- Chamberlain J. A. Jr.* Hydromechanical design of fossil cephalopod / The Ammonoidea. Syst. Assoc. Spec. V. 18. Academic press. London, 1981. P. 289–336.
- Illert C. R.* The mathematics of Gnomonic seashells // Mathem. Biosci. Amster. 1983. V. 63. №1. P. 21–56.
- Mosely H.* On the geometrical forms of turbinated and discoid shells // Philosoph. Transact. of the Royal Soc. of London., 1838. V. 128. P. 351–370.
- Naumann C. F.* Ueber die Spiralen der Conchylien // Abhand. der Sächs. Akad. der Wissensch. Math.-Natur. K. 1846. Leipzig. Weid. P. 151–196.

*Nikolaeva S. V., Barskov I. S.* Morphogenetic trends in the evolution of Carboniferous ammonoids // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 1994. B. 193. Fasc. 3. P. 401–418.

*Raup D. M.* Geometric analysis of shell coiling. General problems // *J. Paleontol.* 1966. V. 40. P. 1178–1190.

*Raup D.M., Michelson A.* Theoretical morphology of the coiled shell // *Science*, 1965. V. 147. P. 1294–1295.

*Reyment R. A.* Factors in the distribution of fossil cephalopods. Part 3. Experiments with exact models of certain shell types // *Bull. Geol. Inst. Univer. Uppsala*, 1973. N. s. V. 4. P. 7–41.

*Saunders W. B., Shapiro E. A.* Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics // *Paleobiology*. 1986. V. 12 № 1. P. 64–79.

*Saunders W. B., Work D. M., Nikolaeva S. V.* The evolutionary history of shell geometry in Paleozoic ammonoids // *Paleobiology*. 2004. V. 30. № 1. P. 19–43.

*Sepkoski J.* A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders. *Paleobiology* 1978. V.4. № 3. P. 223–251.

*Swan A. R. H., Saunders W. B.* Function and shape in late Paleozoic (Mid-Carboniferous) ammonoids // *Paleobiology*. 1987. V. 12. № 2. P. 297–311.

*Trueman A. E.* The ammonite body chamber, with special reference to buoyancy and mode of life of the living ammonite // *Quart. J. Geol. Soc. London*. 1941. Vol. 96. № 384. P. 26–32.

#### **Сетевые ресурсы**

*Ashline G. L., Ellis-Monaghan J. A., Kadas Zc. M., McCabe D. J.* Modeling Seashell Morphology 2009:<http://academics.smcvt.edu/jellis-monaghan/papers/papers/teaching%20papers/AE-MKMpre.pdf>

## **RAUPOLOGY: A COMPUTER PROGRAM BASED ON THE CONCHOMETRIC METHOD DEvised BY D.M. RAUP**

**M. S. Boiko and E. V. Mychko**

The paper gives a summary of morphometric studies of coiled cephalopod shells using the method devised by D.M. Raup. The computer program “Raupology” is a collection of tools for studying such shells, including measurements of morphological parameters from photographs, mathematical analysis, statistics and data storage.

## ПНЕВМОКОМПЕНСАЦИЯ В РАКОВИНАХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

М.С. Бойко

Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН  
boikomaxim@mail.ru

Раковина головоногих моллюсков выполняет несколько функций таких, как защитная и структурообразующая, а кроме того, специфическую – поплачковую. Первоначальная функция раковины, защитная, была присуща только предковым бентосным моноплакорным моллюскам, а с появлением наружнораковинных головоногих основной функцией раковины становится поплачковая, при этом первые две носят подчиненный характер. С появлением колеоидей на первое место встает структурообразующая функции, а две другие практически полностью утрачиваются.

Поплачковая функция раковины предполагает управление плавучестью (суммарной плотностью моллюска) для смены батиметрических этажей и достижения на них состояния равновесия в соответствии с плотностью среды. Дополнительно возникает необходимость ориентировки оси тела относительно трех плоскостей в зависимости от образа питания и особенностей локомоции.

Различные группы наружнораковинных (а их сейчас насчитывается более дюжины) по-разному решали проблемы регулировки плавучести и ориентировки. Из них только две достигли по-настоящему серьезных эволюционных успехов – Nautiloidea и Ammonoidea. Пути решения у них были различными, причем более консервативная и менее эффективная схема, присущая наутилоидеям, в конечном счете, оказалась более выигрышной в плане выживания. Предположительно, более прогрессивная схема работы поплачкового механизма аммоноидей вывела их на новые экологические уровни, где в результате острой конкуренции с внутреннераковинными головоногими и лучеперыми рыбами они вымерли в конце мезозоя.

Основное звено эволюции аммоноидей заключалось в совершенствовании способностей регулировать плавучесть, но не столько за счет конструктивных особенностей строения раковины, сколько за счет совершенствования механизма контроля давления внутри фрагмокона. Для доказательства этого положения необходимо в общих чертах рассмотреть строение раковины некоторых головоногих и процессов газово-жидкостного обмена в камерах фрагмокона.

Раковина наружнораковинных, в общем случае, состоит из трех основных элементов – внешнего конуса, септ и сифональной трубки (рис. 1). Внешний конус отвечает за размещение тела моллюска, крепление му-

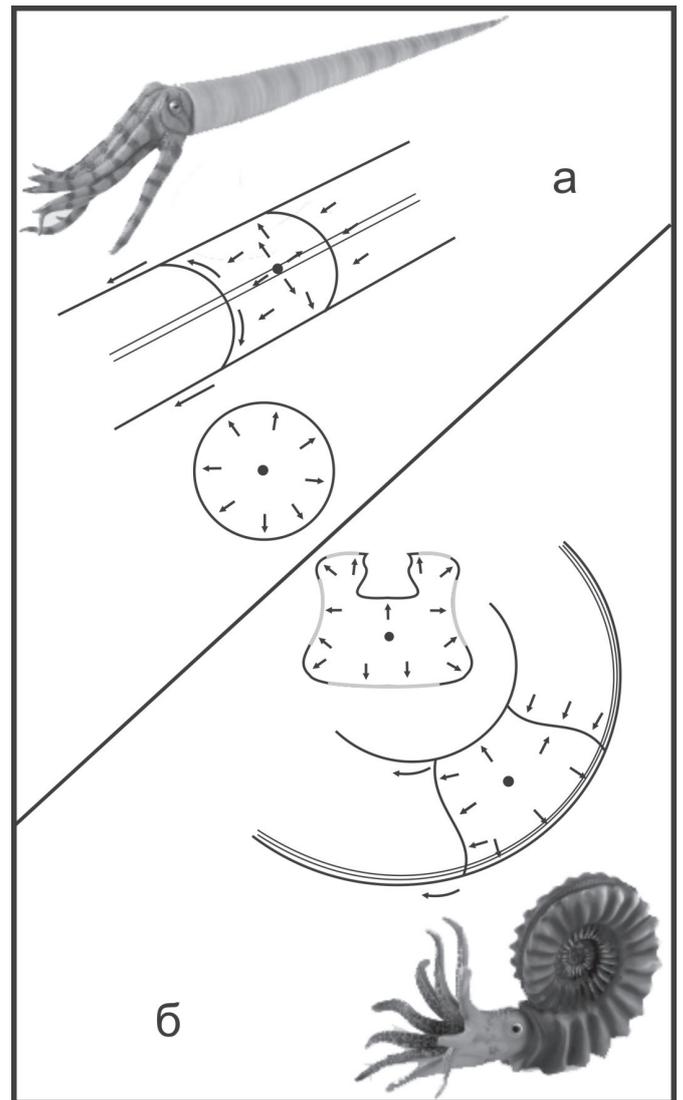


Рис. 1. Строение раковин головоногих и распределение векторов давлений внутри камер. а – прямораковинного, б – планиспирального (серым отмечены стенки наиболее ослабленные, с минимальной кривизной).

скульной системы и противодействие давлению столба воды. Сифональная трубка отвечает за поддержку и сохранность сифона и должна способствовать газово-жидкостному обмену. Септы разделяют фрагмокон на

отдельные водонепроницаемые камеры и способствуют укреплению внешнего конуса.

У головоногих с исходно прямой раковиной септы имеют вогнутость назад, а их септальный шов – более или менее прямолинейный (рис. 1 а). Такая форма септ достаточно просто может быть объяснена естественной формой внутренней пленки перпендикулярной медианной оси конуса при имеющейся разнице давлений (о чем несколько позже) по обе стороны от нее (Seilacher, 1975). Кроме того, такая форма является, по сути, купольным перекрытием, призванным перебрасывать часть воздействующего на выпуклую сторону давления на внешние стенки конуса. Это практически единственный (по крайней мере, наиболее простой и экономичный) способ создания обширных бесподпорных перекрытий.

При наличии прямой раковины такая схема строения оптимальна – купольные септы хорошо противостоят давлению, равномерно распределяя его на внешнюю коническую поверхность. Однако описываемая конструкция предназначена противодействию давлению, направленному из фрагмокона вовне. В то время как в литературе обычно обсуждаются прочностные свойства раковин, противостоящие внешнему давлению.

Каков механизм изменения плавучести раковины головоногого моллюска?

Механизм общего осмоса у головоногих действует следующим образом: из камерной жидкости при помощи Na–K АТФазы откачиваются ионы Na, а вслед за ними и Cl. Таким образом, возникает осмотический градиент между кровью и камерной жидкостью, которая всасывается сифоном. Эпителий сифона содержит высокоспециализированные клетки с вакуолями наполненными рассолом. Специфическая мембрана этих вакуолей и клеток позволяет поддерживать их в гиперосмотическом состоянии. Эти клетки являются резервом “осмотической помпы” сифона, который включается в работу при достижении моллюском глубин, критических для процесса общего осмоса – порядка 250 метров (Denton, Gilpin-Brown, 1966).

Процесс накачивания жидкости в камеры происходит, видимо, произвольно, капиллярным образом, из-за разреженного давления во фрагмоконе. Считается, что механизм общего осмоса предполагает, что давление в камерах фрагмокона головоногих не должно превышать суммарное парциальное давление газов (Denton, Gilpin-Brown, 1966) над поверхностью воды. Это заключение подтверждают натурные эксперименты со свежевывловленными наутилусами – давление в их раковинах колеблется от 0.9 до 0.7 атм. Таким образом, в камерах фрагмокона должен действовать постоянный «подсос» жидкости, за счет разреженного давления и принципиальной водопроницаемости оболочек сифона. Обратно ему должен действовать равновеликий ему осмос. При смещении баланса скоростей

этих разнонаправленных процессов, очевидно регулируемом моллюском, раковина утяжеляется или облегчается.

При высокоамплитудных вертикальных миграциях в течение описанного процесса должна была включаться положительная обратная связь. Т. е. при длительном погружении разница внешнего и внутреннего давления должна сильно повышаться, следовательно, в камерах будет возникать сильное разрежение. Это разрежение должно компенсироваться диффузией газов (в основном азота, поскольку кислород метаболизируется тканями моллюска) из жидкостей тела в камеру. При повышении давления растворимость газов растет, следовательно, азот будет легко усваиваться жабрами, растворяться в крови и доставляться к камерам. Обратная диффузия в ткани сифона будет осложняться недостаточным парциальным давлением азота в камерах. При достижении требуемой глубины моллюск должен сбалансировать свою суммарную плотность с плотностью воды для достижения равновесного состояния. При этом продолжает происходить постепенное выравнивание давлений, впрочем, определенная разница сохраняется всегда, в силу особенностей осмоса.

В таком случае, скорость погружения должна лимитироваться возможностью сифона выравнивать давление или, по крайней мере, поддерживать его разницу на приемлемом уровне. Прочность самой раковины для этого вполне достаточна – запечатанная раковина наутилуса выдерживает давление порядка 50 атм. Однако, сифональная трубка наутилуса обладает значительно меньшим запасом прочности, и при разрежении выше определенного порога разрушится, что приведет к вспучиванию и разрыву сифона (давление внутри мягких частей сифона соответствует давлению столба воды).

Несколько сложнее ситуация выглядит при всплытии. С началом всплытия, т.е. после удаления некоторого количества жидкости из фрагмокона падает растворимость газов. Вследствие этого падает скорость диффузии азота из камер в сифон, и через некоторое время внутреннее давление станет превышать внешнее. Исходя из физики процесса, противопоставить этому нечего. Процесс, видимо, еще осложняется сжатием сифона (давление в нем меньше чем в камерах) и уменьшением его проводящей способности. При этом повышенное внутреннее давление значительно менее губительно для сифона, чем пониженное. Тем не менее, возможно, именно с этими баротравмами связаны т.н. “shock-line” на раковинах повторно вылавливаемых наутилусов (Dunstan et al., 2011).

В результате давление на внутренние стенки раковины и перегородки вырастает до существенных величин. Именно здесь проявляются прочностные достоинства раковины прямого головоногого – купольные септы равномерно передают напряжения на цилиндрическую поверхность раковины.

Совершенно иная картина возникает при образовании свернутых раковин (рис. 1 б). У мономорфных форм сечение оборота в той или иной степени отклоняется от круглого. Следовательно, давление (внутреннее или внешнее) будет вызывать неравномерные напряжения по периметру оборота. Для укрепления ослабленных участков и перераспределения нагрузок возникают изгибы в периферической части септы. С технической точки зрения простая купольная конструкция перегородки должна заменяться на сложную сводчатую.

В основном в литературе обсуждается, что увеличение периметра септы (длины прикрепительного шва) должно укреплять раковину для противодействия внешнему давлению (Westermann, 1956 и др.). Приводится формула (Newell, 1949) аллометрического роста периметра септы относительно радиуса оборота  $l = aR^\alpha$  (где  $a$  — константа и аллометрический коэффициент  $\alpha > 1$ ), многократно подтвержденная измерениями.

Однако с технической позиции для противостояния внешнему давлению (нагрузке) важно, чтобы подпорка была прямая и располагалась под прямым углом к плоскости, на которую воздействует нагрузка. Иначе интерпретируется удлинение периметра септы в отношении не сжимающей, а растягивающей нагрузки. В этом случае, площадь крепления силовых элементов имеет первостепенное значение, и объясняет извилистость септального шва для противодействия внутреннему давлению.

Таким образом, мы предполагаем, что складки на периферии перегородок раковины наутилоидей и аммоноидей начали формироваться как элемент упрочения фрагмокона на разрыв для противодействия внутреннему, а не внешнему давлению. Почему в таком случае извилистость лопастной линии аммоноидей на порядок, а поздних аммоноидей на несколько порядков, превосходит таковую у наутилоидей? Наутилоидеи достигли такого развития гидростатического аппарата, который в сочетании с прочностными характеристиками раковины обеспечивал им достаточный спектр адаптаций, обусловленных их анатомией и физиологией. Эволюция батиметрических адаптаций аммоноидей пошла значительно дальше, в силу их более продвинутой анатомии, отчасти близкой к колеоидному уровню. Мы предполагаем, что гидростатический аппарат аммоноидей со временем стал обеспечивать оперативное выравнивание давления внутри фрагмокона относительно давления столба воды (рис. 2).

Каким же образом обеспечивалось такое выравнивание давлений? Детали процесса конечно неизвестны, и вряд ли будут известны когда-либо. Тем не менее, некоторые наблюдения на ископаемом материале могут прояснить общую картину. Изучение тонкой кутикулярной выстилки, покрывавшей внутреннюю поверхность камер фрагмокона (Шульга-Нестеренко, 1926; Tanabe et al., 1982), позволили И.С. Барскову

(1999) предположить, что эта пористая выстилка, находящаяся в непосредственном контакте с сифоном через пористые же манжеты сифональной трубки, является основным каналом движения внутрикамерной жидкости. Барсков допустил, что весь жидкостный обмен у аммоноидей протекал в этом кутикулярном слое, за счет действия капиллярных процессов, и капельно-жидкая вода во фрагмоконе отсутствовала. Таким образом, наличие такой мембраны у аммоноидей на внутренней поверхности камер значительно повышало жидкостный трафик по сравнению с таковым у наутилоидей. К похожему выводу приходят Мутвей и Дунка (Mutvei, Dunca, 2007) на основании изучения соединительных колец сифональной трубки юрских аммонитов. Они считают, что проницаемость сифона аммоноидей значительно выше, а, следовательно, они более оперативно могли изменять степень плавучести. Можно добавить, что такая выстилка в значительной степени (на несколько порядков) увеличивает площадь диффузии газов из поступающей в раковину жидкости. Учитывая, предполагаемый процесс постоянного тока жидкости во фрагмокон и обратно, газовый обмен должен происходить весьма интенсивно. К этому можно добавить принципиально более продвинутое строение мягких частей сифона аммонитов по сравнению с современным наутилусом (Барсков, 1990).

Исходя из этого, становится понятно, почему у мезозойских аммоноидей часто встречаются раковины, форма которых конструктивно запрещена для газонаполненных погружаемых аппаратов. Сюда относятся гетероморфные раковины, в том числе с круглым сечением оборотов и с аммонитовой лопастной линией. Сильное развитие скульптурных элементов типа килей, ребер, бугров и пр. также является несовместимым с требованиями прочности. Все эти особенности должны были приводить к невозможности совершения сколько-нибудь амплитудных вертикальных миграций.

Можно сделать вывод, что внешняя морфология раковины мезозойских аммоноидей в значительной степени перестала контролироваться прочностными свойствами. А целостность раковины в основном обеспечивалась способностью эффективно выравнивать внутреннее давление относительно внешнего.

Таким образом, основным звеном развития аммоноидей является управление плавучестью, т.е. обеспечение максимально эффективного контроля давления во фрагмоконе. Эволюция лопастной линии изначально шла по пути противостояния раковины внутреннему избыточному давлению, а позднее, в конце палеозоя и мезозое — увеличения проницаемости мембран сифона и площади органических выстилок фрагмокона. Аммониты смогли уйти из под контроля отбора по прочности раковины и сформировать массу новых морфотипов, недоступных палеозойским аммоноидеям.

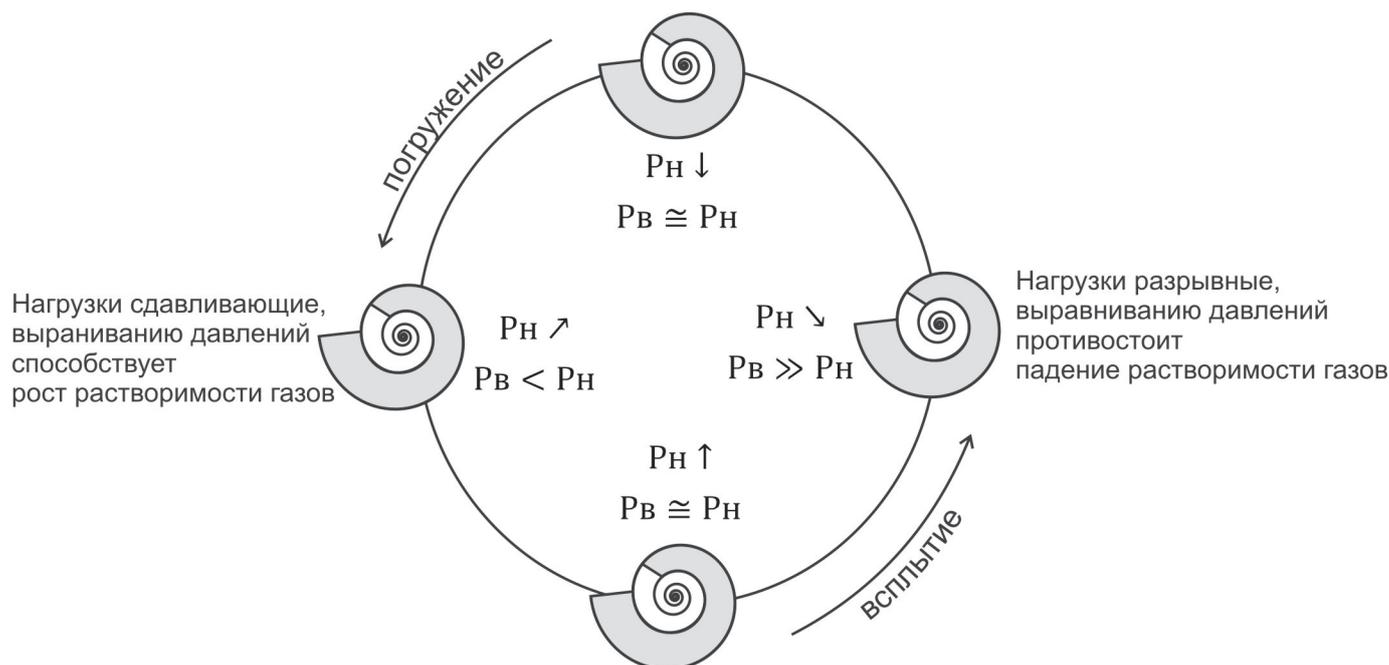


Рис. 2. Цикл погружения и всплытия у головоногих с неразвитым аппаратом компенсации давления.  $P_n$  – давление наружное,  $P_v$  – д. внутреннее. У поздних аммоноидей, по нашему предположению,  $P_n \cong P_v$  всегда.

Статья подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

### Список литературы

Барсков И.С. Внутреннее строение сифона позднеюрского аммонита *Virgatites virgatus* (Buch) // Ископаемые цефалоподы. Пути эволюции и систематика отдельных групп. 1990. Тр. ПИН АН СССР. Т.243. С.127–132.

Барсков И.С. Почему у аммоноидей сложные перегородки и лопастные линии? // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. 1999. М.: ПИН РАН. С. 53–61.

Шульга-Нестеренко М.И. Внутреннее строение раковин артинских аммонитов // Бюлл. МОИП. отд. геол. 1926. Т. II V (№1–2). С. 81–100.

Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. On the buoyancy of the pearly Nautilus // J. Mar. biol. Assoc. U. K.. 1966. V.46. P.723–759.

Dunstan A., Ward P., Marshall N. Nautilus pompilius Life History and Demographics at the Osprey Reef Seamount, Coral Sea, Australia // PLoS ONE. 2011. 6 (2): e16312. oi:10.1371/journal.pone.0016312

Mutvei H., Dunca E. Connecting Ring Ultrastructure in the Jurassic Ammonoid *Quenstedtoceras* with Discussion on Mode of Life of Ammonoids // Cephalopods Present and Past: New Insights and Fresh Perspectives. Springer, 2007. P.239–256.

Newell N. D. 1949. Phyletic size increase, an important trend illustrated by fossil invertebrates // Evolution V. 3. P. 103–124.

Seilacher A. Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums // Paläontologische Zeitschrift. 1975. V. 49 (3). P. 268–286.

Tanabe K., Fukuda Y., Obata I. Formation and function of the siphuncle-septal neck structures in two Mesozoic ammonites // Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan. N. S. 1982. № 128. P. 433–443.

Westerman G.E.G. The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematic // Geol. Mag. 1958. V. 95. P. 441–455.

## PNEUMOCOMPENSATION IN THE CEPHALOPOD SHELLS

M.S. Boiko

The difference of the morphological evolution of the Ammonoidea and Nautiloidea are regarded. It is suggested that it depends on various mechanisms of regulation of buoyancy and internal pressure control.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Т.Б. Леонова</b> Александр Александрович Шевырев (1931–2006) – выдающийся палеонтолог и великий редактор .....	3
<b>Ч.М. Нигматуллин, В.А. Бизиков</b> Ярослав Игоревич Старобогатов: жизнь, отданная науке .....	6
<b>И.С. Барсков</b> Леонид Сигизмундович Либрович (28 января 1891–14 декабря 1967) .....	9
<b>С.К. Пухонто, М.С. Бойко</b> Мария Ивановна Шульга-Нестеренко – выдающийся геолог, палеонтолог и педагог .....	11
<b>Т.Б. Леонова</b> Артур Миллер и Вильям Ферниш – выдающиеся американские палеонтологи .....	15
<b>В.А. Захаров, М.А. Рогов</b> Михаил Семенович Месежников: аммонитчик, биостратиграф, геолог .....	18
<b>В.В. Митга, И.А. Михайлова</b> Н.В. Безносков и его вклад в изучение аммонитов и стратиграфии юры .....	21
<b>И.А. Стародубцева</b> Н.А. Богословский и его вклад в изучение аммонитов и биостратиграфии нижнего мела Центральной России .....	23
<b>И.А. Стародубцева</b> Николай Иванович Каракаш (1862–1916) .....	26
<b>Эволюция, филогенез, экология цефалопод</b>	
<b>И.С. Барсков</b> Об эволюции онтогенеза наружнораковинных цефалопод .....	29
<b>А.В. Попов</b> Цефалоподы – особенности и перспективы эволюции .....	35
<b>В.А. Бизиков</b> Плавники колеоидей: происхождение, функциональная морфология, современное разнообразие .....	38
<b>Ч.М. Нигматуллин</b> О дискретных адаптивных нормах головоногих моллюсков на примере гигантского кальмара-дозидикуса <i>Dosidicus gigas</i> (Ommastrephidae) Восточной Пацифики .....	42
<b>Л.А. Догужаева</b> Происхождение и эволюция проостракума белемноидей (Cephalopoda: Coleoidea) .....	45
<b>Martin Košťák</b> Evolution and palaeobiogeography of early belemnitellids (Cephalopoda, Coleoidea) .....	48
<b>И.С. Барсков, И.А. Садыхова</b> Предварительные данные об экологической структуре байосских и батских сообществ аммонитов (Северный Кавказ, Русская платформа, Гренландия) .....	50
<b>М.А. Рогов</b> Некоторые особенности эволюции бореальных аммонитовых фаун в кимериджском и волжском веках (на примере Среднерусского моря) .....	54

**Проблемы систематики цефалопод**

- О.С. Дзюба** Морфология ростров и таксономический вес признаков в семействе *Cylindroteuthididae* (*Belemnitida*) ..... 58
- И.А. Михайлова, Т.Н. Богданова** Род *Parahoplites Anthula*, 1899: состав, эволюция и распространение ..... 61
- Дж. В.М. Яхт, С. Холартс, М. Махальский, Е. А. Яхт-Языкова** Сложная история вида *Pachydiscus* (*Pachydiscus*) *neubergicus* (*Von Hauer*, 1858) (*Ammonoidea*) и состояние проблемы на сегодняшний день ..... 66
- Д.Б. Гуляев** К ревизии аммонитов рода *Paracadoceras* (*Cardioceratidae*) из верхнего бата и нижнего келловоя Восточной Гренландии ..... 69
- Ю.С. Репин** Эндемичная ветвь *Phylloceratida* (*Ammonoidea*) арктического мезозоя ..... 73

**Биостратиграфия, биогеография, тафономия**

- С.В. Николаева, И.А. Ким, Ф.С. Каримова** О находке эйфельских аммоноидей в Узбекистане ..... 77
- Р.В. Кутыгин** Основные черты биогеографического развития аммоноидных сообществ Северо-Востока Азии в пермском периоде ..... 80
- Т.Б. Леонова** Аммоноидеи кубергандинского яруса ..... 84
- О.П. Шиловский, Э.А. Королев** Особенности образования аутигенных пиритовых агрегатов по раковинам головоногих моллюсков из среднеюрских отложений Республики Татарстан ..... 88
- В.В. Митта, Г. Дитль** Слои с *Garantiana* в верхнем байосе Среднего Поволжья ..... 91
- Е.Б. Пещевицкая, В.В. Митта** Сравнительный анализ развития сообществ аммонитов и диноцист Русской платформы на рубеже юры и мела ..... 95
- В.В. Митта, И. Плох** Сравнительное изучение аммонитов берриаса Польши и Центральной России (предварительные результаты) ..... 99
- Ю.Д. Захаров, Е.Ю. Барабошкин, И.А. Михайлова, О.П. Смышляева, П.П. Сафронов, Т.Б. Афанасьева, Т.А. Веливетская** К характеристике условий обитания раннеаптских аммоноидей в бассейне Русской плиты ..... 102
- Елена А. Яхт-Языкова** Биостратиграфия верхнемеловых отложений Дальнего Востока России по аммоноидеям ..... 104
- В.Б. Сельцер** Следы укусов на раковинах *Quenstedtoceras* (*Ammonoidea*) ..... 106
- А. А. Мироненко** Следы прижизненных повреждений на раковинах верхнеюрских (верхневолжских) *Kachpurites* (*Craspeditidae*, *Ammonoidea*) ..... 109

**Морфология и методы ее изучения**

<b>М.Г. Сладковская, И.С. Барсков</b> Микроструктура раковины цефалопод и гастропод. Сходства и различия .....	112
<b>М.С. Бойко, Э.В. Мычко</b> Компьютерная программа «Раупология» на базе конхометрического метода Д. Раупа.....	115
<b>М.С. Бойко</b> Пневмокомпенсация в раковинах головоногих моллюсков .....	119

Научное издание  
Современные проблемы изучения головоногих моллюсков.  
Материалы совещания

Отв. редакторы Т.Б. Леонова, И.С. Барсков, В.В. Митта

Подписано в печать 03 марта 2012 г.  
Печать офсетная. 15,6 усл. печ. л. Тираж 200 экз.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в типографии ИП Скороходова